FONDATION SINGER-POLIGNAC

L'INSTINCT

DANS LE COMPORTEMENT DES ANIMAUX ET DE L'HOMME

PAR

M. Autuori, M.-P. Bénassy, J. Benoit.
R. Courrier, Ed.-Ph. Deleurance, M. Fontaine,
K. von Frisch, R. Gesell, P.-P. Grassé,
J.-B.-S. Haldane, Mrs Haldane-Spurway,
H. Hediger, M. Klein, O. Koehler, D. Lehrman,
K. Lorenz, D. Morris, H. Piéron, C.-P. Richter,
R. Ruyer, T.-C. Schneirla, G. Viaud.

FACULTÉ DES SCIENCES HUMAINES — DIJON — BIBLIOTHÈQUE PSYCHO-SOCIOLOGIE

BIBLIOTHÈQUE DE L'UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE
15 MARS 2004

MASSON ET Cie ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS, VIe
1956

I

DISCOURS PRÉLIMINAIRE

par

PIERRE-P. GRASSÉ
(Paris)

Messieurs,

Je joindrai tout d'abord mes vœux de bienvenue et mes remerciements à ceux que vient de vous adresser M. Faral, président de la Fondation Singer-Polignac. C'est grâce à vous que ce Colloque peut avoir lieu et sera, j'en ai la certitude, un succès; mais il faut que vous sachiez quelle part prééminente a été prise dans sa préparation par M. Faral, dont la réputation d'organisateur n'est plus à faire. C'est lui qui a eu l'idée de prendre l'instinct comme thème de cette réunion. Nous lui devons aussi notre reconnaissance en tant que président de cette Fondation Singer-Polignac qui, avec une générosité devenue bien rare dans notre vieille Europe, supporte tous les frais matériels qu'impose un tel symposium.

Lorsque M. Faral me demanda de participer à la préparation d'un Colloque sur l'instinct, j'ai tout de suite accepté, séduit par l'intérêt du sujet et aussi convaincu que l'heure est particulièrement propice pour établir le bilan de nos connaissances et soumettre les théories à l'épreuve de la critique.

Le mot d'instinct, et peut-être plus particulièrement en France, a eu une fâcheuse réputation. J'ai fait mes études dans un milieu universitaire où il était de bon ton de ne pas le prononcer. Le *Traité de Psychologie* de Georges Dumas est à cet égard bien significatif, car la notion d'instinct n'y fait l'objet d'aucun chapitre particulier. Cela n'est point un oubli, mais la conséquence d'une certaine conception. L'instinct a été considéré si souvent, comme une forme d'activité mystérieuse, irréductible à toutes les autres manifestations psychiques, que la répugnance d'un biologiste ou d'un psychologue à son égard se comprend. Mais il ne sert à rien d'ignorer volontairement un problème scientifique; tôt ou tard, il s'impose aux chercheurs qui sont bien obligés de s'intéresser à lui et d'en tenir compte dans leurs conceptions théoriques. Tel a été le cas de la notion d'instinct. Reniée par les uns, décriée par les autres, elle a résisté aux attaques et aux dédains. Notre réunion d'aujourd'hui n'en donne-t-elle point la preuve?

C'est que le terme d'instinct est un pavillon qui a couvert les marchandises les plus diverses. Il me suffira pour en fournir la démonstration de vous

rappeler quelques définitions empruntées à des autorités philosophiques ou scientifiques.

Pour Cuvier, l'instinct est une sorte de rêve, de vision qui détermine à l'action. Bergson l'assimile à une manifestation de sympathie profonde entre les choses; il en fait une intuition fournissant d'emblée une connaissance plus parfaite que l'intelligence elle-même. Il écrit aussi : « Il n'y a pas d'intelligence où l'on ne découvre des traces d'instinct, pas d'instinct surtout qui ne soit entouré d'une frange d'intelligence». Pourtant Bergson sépare radicalement instinct et intelligence, les deux ne s'accompagnent que parce qu'ils se complètent et ils ne se complètent que parce qu'ils sont différents.

Selon Mac Dougall, l'instinct possède des caractères communs avec l'émotion, mais cette constatation ne renseigne sur la nature ni de l'un ni de l'autre. Krueger a tenté un rapprochement entre l'instinct et le sentiment, ce dernier assimilé à une forme primitive et globale de la connaissance, d'un tout non résolu en éléments et en rapports.

Pour Jacques Loeb et son disciple français, Georges Bohn, qui reprennent à leur compte le mot célèbre de Condillac « l'instinct n'est rien », le terme instinct est vide de sens et ne correspond à aucune activité définie, sinon à des phénomènes disparates groupés arbitrairement. L'instinct n'est qu'un ensemble de réactions automatiques, réflexes, tropismes, sensibilité différentielle, etc..., à des excitations périphériques ; en fait, ces réactions ne constituent en aucune manière une activité particulière distincte des dites réactions considérées isolément. Toute opposition entre l'instinct et l'intelligence est sans objet.

Une telle conception, qui a eu pour point de départ quelques expériences de laboratoire, isolant arbitrairement certaines réactions des animaux à des agents physiques ou chimiques, a eu sur l'évolution de la biologie et de la psychologie de lourdes conséquences. Ainsi, on ne peut douter que Watson, le père du behaviorisme, ait été fortement impressionné par elle. En désirant expulser la conscience et l'esprit du domaine de la psychologie scientifique, et en mettant à sa place le comportement, Watson a inauguré une méthode favorable à l'étude objective des faits et gestes des animaux et de l'homme.

Il ne s'agit certes pas de porter un jugement sur la valeur du behaviorisme watsonien qui, selon moi, ne se confond pas avec la psychologie objective, mais simplement de constater que l'œuvre de Watson a créé une attitude d'esprit propice à l'objectivité.

En vérité, avant lui de nombreux biologistes avaient compris que le recours aux faits, ces grands justiciers, était le seul moyen de savoir si l'instinct pose ou non un vrai problème. Des hommes, tels que Claparède, Piéron, donnaient de l'instinct une définition descriptive, dépouillée de toute intention interprétative, qui paraît, avec le recul du temps, particulièrement adéquate à son sujet.

Des efforts conjugués des biologistes, physiologistes et psychologues est née la certitude que l'instinct est une réalité à condition de le concevoir comme la faculté innée d'accomplir sans apprentissage préalable et en toute perfection, certains actes spécifiques, sous certaines conditions du milieu extérieur et de l'état physiologique de l'individu. Pour beaucoup, dont les tenants de l'école objectiviste, l'instinct n'est rien de plus que le comportement inné. Tinbergen dans son beau livre l'exprime en toute clarté et précise que par comportement, il entend, l'ensemble des mouvements faits par l'animal intact et que le comportement inné est celui qui n'a pas été modifié par des processus d'apprentissage. Le dernier point de cette manière de voir peut donner lieu à des contestations mais nous n'avons pas le désir d'empiéter sur le domaine qui sera le vôtre, Messieurs.

Lloyd Morgan dans son livre sur *The animal mind* pose la question « Comment peut-on consentir à user du mot instinctif? » Et il répond : « Je vous demande de consentir à ce que j'en puisse user en tant qu'adjectif pour qualifier une sorte spécifique de comportement ». Et aussitôt, il se justifie ; s'il emploie un tel adjectif c'est que celui-ci désigne une réalité, un type particulier de comportement, comportement que manifeste l'animal que Lloyd Morgan considère, un Oiseau, le Grèbe.

Si la notion d'instinct s'est relevée de son discrédit, c'est à l'étude objective qu'elle le doit ; l'observation et l'expérience ont révélé que le comportement inné ne se réduit pas à une simple succession temporelle de tropismes et de réflexes. Dans sa composition, de telles réactions peuvent entrer, cela est vrai ; mais il y a autre chose ; il y a une intégration des réceptions et des réponses, un amalgame d'impulsions internes et de réactions à des stimuli externes qui lui confère un caractère propre.

Par une tout autre voie, le concept d'instinct est redevenu d'actualité. L'introduction de la psychanalyse dans le domaine de la psychologie a en effet éveillé l'intérêt sur les instincts de l'homme que les psychologues limitaient de plus en plus à des activités élémentaires automatiques ou réflexes. Pour les psychanalystes, les instincts sont essentiellement des poussées internes inclinant l'individu à agir dans une certaine direction et selon certaines modalités. Instinct de vie, instinct de mort tels que Freud les a compris conditionnent le comportement un peu à la manière de l'activité de quête qui détermine celui du chien de chasse ou de la Guêpe prédatrice.

Presque partout, l'accord s'est réalisé pour reconnaître la réalité de l'instinct, tout en dissipant la brume mystérieuse dont on l'entourait à plaisir.

Les problèmes que se posaient à son sujet les anciens physiologistes et psychologues ont changé sans se simplifier pour autant.

Considérons plus particulièrement le domaine de l'éthologie animale.

Avoir montré la réalité de l'instinct, avoir marqué ses limites et défini ses caractères, n'implique point une simplification des problèmes.

L'investigateur, après avoir déterminé les normes du comportement inné à l'aide d'une observation et d'une analyse effectuées avec toute l'objectivité que permet la science actuelle, doit nourrir la légitime ambition de découvrir les causes des actes instinctifs. Œuvre malaisée entre toutes. Le comportement est la plus complexe des manifestations vitales ; ne résulte-t-il pas en effet de la mise en jeu d'organes, variés à l'extrême, de fonctions non moins diverses

et de stimulations extérieures. L'analyse, devant un tel foisonnement de paramètres présente des difficultés qui, on doit bien le dire, ne sont pas toujours exactement mesurées par les biologistes. La tentation est grande d'attribuer à un mécanisme causal simple des réactions dont le caractère stéréotypé frappe l'esprit ; mais on oublie que toute réaction motrice nécessite la mise en branle de phénomènes complexes, dépendant de l'état physiologique du sujet, de son état de maturité nerveuse, de sa motivation, du contrôle sensoriel et du contrôle central, sans parler de l'intégration nécessaire à la coordination, voire à la synergie de cet ensemble où les causes mêmes réagissent les unes sur les autres.

Le piège de la simplification est toujours tendu sous les pieds de l'éthologiste et du psychologue. Les théories explicatives actuelles doivent être considérées comme des tentatives encore inadéquates, étant donné notre profonde ignorance des processus physiologiques mis en jeu dans le comportement.

La compréhension totale de celui-ci exigerait aussi une connaissance précise des étapes par lesquelles il est passé au cours des âges. Désir légitime certes mais dont la satisfaction est actuellement du domaine de la chimère, car la paléontologie ne vous apporte rien sur la conduite des êtres dont elle exhume les restes.

Les éléments réactionnels qui composent un instinct appartiennent au patrimoine héréditaire de l'espèce au même titre qu'un caractère morphologique ou physiologique. La génétique du comportement compte parmi les problèmes de l'éthologie réclamant une étude immédiate et précise.

Au cours des vingt-cinq dernières années, le nombre des éthologistes et des psychologues s'intéressant au comportement n'a cessé de s'accroître. De nouvelles théories ont été proposées, elles ont parfaitement joué leur rôle, suscitant des recherches, stimulant le zèle de tous. L'acquisition de faits nouveaux appelle des révisions. Il convient de s'arrêter un instant sur la route de la découverte, de faire le point sur la carte afin de prendre la bonne route vers le phare de la vérité dont nous recevons quelques rayons mais auxquels nous ne toucherons probablement jamais.

C'est afin de discuter de la marche à suivre, de peser le pour ou le contre des théories, que vous êtes réunis ici, sous le signe de la plus absolue liberté d'expression. Vous connaissez notre programme ; il ne couvre pas la totalité des problèmes inhérents à l'instinct. Il ne nous a pas toujours été possible de trouver le spécialiste idoine et quelquefois le savant pressenti s'est dérobé ne voulant pas soumettre ses idées à l'épreuve des discussions.

Quoiqu'il en soit, nous pouvons affirmer que les problèmes essentiels seront traités avec ampleur. En outre, afin de conserver à ce Colloque son caractère concret, quelques cas de complexes instinctifs vous seront présentés par ceux qui les ont le mieux étudiés ; ils serviront de base à des échanges d'idées, à des suggestions dont je prévois dès maintenant l'intérêt.

Ces quelques mots d'introduction n'ont d'autre but que d'expliquer l'esprit dans lequel le présent Colloque a été organisé et maintenant, Messieurs, passons aux choses plus sérieuses.

II

TAXIES ET TROPISMES DANS LE COMPORTEMENT INSTINCTIF

par

le Professeur G. Viaud

(Strasbourg)

I. — *INTRODUCTION*

DÉFINITIONS ET POSITION DU PROBLÈME

On distingue communément parmi les comportements innés, c'est-à-dire les comportements qui ne doivent essentiellement rien aux acquisitions individuelles, trois grands groupes : les réflexes, les tropismes ou les taxies, les instincts.

Les *réflexes* ne sont pas, à proprement parler, des comportements. Sous leur forme la plus simple, ils sont des réponses partielles, segmentaires ou glandulaires, d'un organisme à une stimulation locale appropriée : choc mécanique, excitation lumineuse, stimulation chimique, etc... Mais ils entrent comme éléments dans des comportements complexes, tropismes et instincts. Nous serons donc amenés à examiner leur intégration à ces comportements.

Les *tropismes* ou *taxies* sont, au contraire des réflexes, des réponses d'organismes entiers, de véritables comportements, faits de mouvements d'orientation, souvent aussi de locomotion, déclenchés et entretenus par des agents physiques ou chimiques externes (lumière, électricité, pesanteur, chaleur, substances chimiques diffusant dans le milieu, etc...). Cette définition est celle de J. Loeb, à qui nous devons la notion générale des tropismes des animaux (1890).

Maints biologistes, principalement à l'étranger, distinguent entre tropismes et taxies, à la manière des botanistes : pour eux, les tropismes sont des réactions d'orientation d'animaux fixés, les taxies des réactions de locomotion orientée d'animaux mobiles (A. Kühn, 1919 ; Frænkel et Gunn, 1940, par exemple). En France, le terme tropisme est très souvent appliqué aux

deux types de réactions, entre lesquelles il n'y a en somme aucune différence essentielle, car ils obéissent aux mêmes lois fondamentales (Viaud, 1951). Nous montrerons plus loin que nous devons faire, dans le groupe des tropismes ou des taxies une distinction beaucoup plus importante, celle des *tropismes* et des *pathies*, les tropismes vrais étant des attractions non-adaptatives (tropismes « positifs ») et les pathies des répulsions adaptatives (tropismes « négatifs »).

Les *instincts*, selon la définition d'H. Piéron (1908), sont des « tendances innées à des catégories d'actes spécifiques, atteignant d'emblée et sans expérience préalable leur summum de perfection, se déroulant dans certaines conditions de milieu et présentant une dépendance relative vis-à-vis des circonstances, mais trop rigides, sinon dans les détails, du moins dans les grandes lignes, pour comporter une adaptation plastique à des facteurs nouveaux ». Nous pouvons nous en tenir, pour l'instant, à cette définition générale.

Si nous passons en revue les nombreux travaux où il est question des rapports entre instincts et tropismes (ou taxies), nous voyons aisément que le problème que se sont posé leurs auteurs est celui de *la réductibilité des instincts à des tropismes et à des réflexes*. Pour les uns, partisans des anciennes théories de l'instinct (F. Cuvier et J. H. Fabre), les instincts sont des comportements spécifiques endogènes, radicalement distincts des réflexes et des tropismes (Hingston, Claparède, M. Thomas, par exemple). Pour les autres, très nombreux parmi les biologistes, les instincts ne sont que des chaînes de réactions tropistiques et réflexes, déclenchées successivement par des stimuli externes (J. Loeb, G. Bohn, Ét. Rabaud, etc...).

La forte attitude de Loeb a influencé longtemps les chercheurs. Il affirmait, en 1909, au Congrès International de Psychologie de Genève : « Les tropismes et les réactions analogues sont des éléments qui nous permettent de concevoir de manière rationnelle les réactions psychologiques des animaux, et par conséquent, dans l'intérêt des progrès de la psychologie, il nous faut développer davantage la théorie des tropismes animaux » (p. 304). G. Bohn (*Naissance de l'Intelligence*, 1909, p. 314) déclarait de son côté : « L'instinct est un legs du passé, un legs du moyen âge, des théologiens, des métaphysiciens. Devons-nous accepter ce legs? Qu'est-ce que l'instinct?... Un mot... L'instinct est un concept qui ne résiste pas à l'analyse scientifique. Il n'a jamais résisté non plus à la véritable analyse philosophique. Condillac, que l'on a surnommé « le père de l'analyse philosophique » a donné cette définition de l'instinct, qui est selon moi la meilleure parmi la multitude des solutions données : « *L'instinct n'est rien* ». Ét. Rabaud a adopté le même point de vue : « Il convient, avant toutes choses, d'examiner si tel mouvement, telle attitude, qui donnent l'impression de traduire un « instinct » particulier, ne se ramèneraient pas plus simplement à un tropisme, à un réflexe ». (*Instinct et comportement animal*, 1949, t. I, p. 154). Un comportement instinctif complexe, dit-il encore, comme celui des Araignées (construction de la toile et capture) « se ramène à une succession de réflexes provoqués par des excitations venues du dehors... L'enchaînement des phases tient au fait que les excitations déterminantes se succèdent d'une certaine manière » (*ibid.*, t. II, p. 108).

Jennings, adversaire direct de Loeb dans la question des tropismes, ne s'est pas attaché à l'analyse des instincts. Cependant son opinion sur ce sujet mérite d'être citée, car elle diffère nettement de celle des loebiens. Il s'est efforcé de montrer que : 1° Les tropismes animaux ne sont que des « réactions de laboratoire », c'est-à-dire des réactions obtenues dans des circonstances artificielles, sans rapport avec la vie normale, ce qui indique qu'il est vain de les chercher dans des réactions plus complexes ; 2° Que les comportements des animaux sont généralement du type « essais et erreurs » et obéissent à la loi psychologique générale de l'optimum ou de l'intérêt ; 3° Que les « instincts » ne sont en somme que la manifestation des « systèmes d'action » des animaux, ce qui implique qu'ils sont des réponses motrices plus ou moins complexes à des stimuli externes (*Behavior of the lower organisms*, 1906, *passim*).

Beaucoup plus prudente et objective, nous paraît avoir été l'attitude de M. Rose, dans sa critique du rôle des tropismes dans le comportement instinctif (*La Question des Tropismes*, 1929, p. 446-452) : on a cru souvent, dit-il, à la suite de Jennings surtout, que les tropismes ne se manifesteraient guère que dans des conditions artificielles et, par conséquent, n'interviendraient pas dans les comportements normaux. Conditions artificielles? Mais, journellement, on peut constater l'action orientante de la lumière, de la pesanteur, des excitations chimiques. Le laboratoire ne fait que les produire dans des conditions choisies pour qu'ils se manifestent avec netteté. Mais, « si les tropismes jouent un rôle important dans l'activité complexe d'un organisme ils n'en sont qu'un des éléments constitutifs et non pas le fondement unique comme Loeb l'a prétendu ». « Dans la série des actes qui constituent un instinct il arrive fort souvent qu'on peut reconnaître, surtout dans les premiers chaînons, des réactions tropistiques. Elles amènent l'animal sur des lieux précis, au contact de sa proie, de sa nourriture, de l'endroit de ponte ou au sexe opposé. Mais les phénomènes qui se déroulent ultérieurement sont des réflexes déclenchés par des excitations diverses et qui n'ont plus rien à voir avec des tropismes vrais. Nier le rôle des tropismes dans certains instincts, c'est nier l'évidence ; mais faire de l'instinct une série de tropismes plus ou moins compliqués, c'est pousser l'exagération jusqu'à l'absurde. »

Ces quelques citations suffisent pour caractériser les diverses opinions que les savants ont soutenues sur les rapports des tropismes et des instincts. Elles ont l'avantage aussi de faire comprendre que la solution de ce problème dépend en première ligne *des conceptions scientifiques que nous pouvons nous faire des tropismes et des instincts*. Que faut-il entendre, pour reprendre l'expression de Rose, par un « tropisme vrai »? D'autre part, l'instinct n'est-il, comme le pensent tant d'auteurs, qu'un enchaînement de phases de tropismes et de réflexes déclenchées par des excitations se suivant dans un ordre naturel à peu près constant?

Telles sont les questions préliminaires qu'il convient de résoudre. Nous

pouvons, croyons-nous, à la lueur des résultats des travaux accomplis depuis environ ces vingt dernières années dans les domaines des tropismes et des instincts, entrevoir leur solution. Le plan de cette étude est alors tout tracé :

1° *Analyse générale des tropismes et des réactions analogues.*

2° *Analyse générale des comportements instinctifs.*

3° *Examen d'exemples de comportements instinctifs* de manière à montrer quelle part y prennent les tropismes.

Une *conclusion* se dégagera d'elle-même de ces analyses.

II. — *ANALYSE GÉNÉRALE DES TROPISMES ET DES COMPORTEMENTS ANALOGUES*

Rappelons d'abord très brièvement la conception loebienne des tropismes des animaux. Pour Loeb, un tropisme est une réaction d'orientation, accompagnée souvent de locomotion, causée par des excitations inégales de récepteurs symétriques bilatéraux. L'inégalité de ces excitations entraîne une inégalité dans le tonus des muscles des membres locomoteurs et l'animal pivote jusqu'à ce que ses récepteurs soient également excités. L'axe longitudinal de son corps est alors dans la direction des lignes de force du champ énergétique stimulant, et l'animal poursuit sa progression dans cette direction.

Cette conception se heurte en premier lieu à un fait d'une certaine généralité : nombreux sont les organismes dissymétriques, au point de vue sensoriel ou au point de vue moteur (Euglènes, Crabes, etc...) ou à symétrie rayonnée (Échinodermes), qui ne présentent donc pas la symétrie bilatérale invoquée par Loeb et qui néanmoins ont des tropismes, c'est-à-dire des réactions locomotrices déclenchées et orientées par divers stimuli physiques ou chimiques. D'autre part, elle n'explique absolument pas le *sens* de la réaction (positif ou négatif, par rapport au stimulus).

Jennings a essayé de rendre compte du sens de la réaction en le rapportant à l'intensité du stimulus, et en prouvant que les réactions négatives apparaissent quand le stimulus devient trop fort pour que l'animal le supporte. Selon lui, il y a, dans l'échelle des intensités du stimulus, un *optimum :* toute intensité infra-optimale cause des réactions positives, toute intensité supra-optimale cause des réactions négatives. C'est la *loi de l'optimum.* Quant à la « position symétrique » caractéristique des tropismes loebiens, elle n'est qu'un « accident de la réaction, non son essence ».

Cette théorie convient parfaitement bien pour expliquer les réactions des animaux à un certain nombre d'agents physiques, que l'on a abusivement qualifiées tropismes : thermotropisme, hydrotropisme, vraisemblablement aussi des chimiotropismes, etc... Pour tous ces comportements en effet, il y a un *preferendum spécifique* (ou région optimale) dans les degrés d'intensité de l'excitant. Cette zone où l'animal est souvent au repos, est limitée par un seuil inférieur pour les réactions infra-optimales et par un seuil supérieur pour les réactions supra-optimales. De telles réactions peuvent ne pas présenter d'orientation précise ; mais elles finissent toujours par conduire l'animal à son préférendum. C'est ce qu'ont bien montré les belles recherches de K. Herter (1924-1940) sur le thermopréférendum de nombreux animaux. Les réactions infra- et supra-optimales sont d'autant plus fortes que les conditions de stimulation s'écartent davantage du preferendum : l'animal fuit les températures trop basses ou trop élevées.

Ce schéma convient-il aussi pour caractériser les réactions du type phototropisme? Jennings le pensait. Mais il y a, à notre avis, de grosses différences entre le « thermotropisme » et le « phototropisme » : 1° Pour ce dernier, l'intensité liminaire du stimulus qui déclenche les réactions positives est généralement très basse, elle est voisine du seuil des excitations photiques ; 2° L'intensité du stimulus qui déclenche les réactions négatives n'est pas, à proprement parler, la limite supérieure d'un optimum ou preferendum, c'est un *maximum* pour les réactions positives ; 3° Entre le seuil des réactions positives et leur maximum, les réactions croissent généralement en intensité (vitesse, précision) en fonction de l'intensité du stimulus, le plus souvent selon une loi logarithmique analogue à celle de Weber-Fechner. Ce phénomène caractéristique de *cinèse,* ou augmentation d'activité motrice causée par le stimulus externe, montre bien que la réaction positive n'est pas la recherche d'un preferendum. Il donne au tropisme cet aspect de « mouvement forcé » que Loeb rappelait souvent dans ses écrits.

Un autre aspect, non moins essentiel du tropisme, est son caractère de *réaction polarisée.* L'analyse expérimentale d'un comportement phototropique complexe, comme celui des Daphnies (Viaud, 1938) a conduit à la conclusion suivante : le déterminisme de ce comportement est fait de trois facteurs fondamentaux : la *photocinèse,* ou impulsion locomotrice causée par la lumière ; la *photopathie,* ou capacité individuelle de supporter plus ou moins longtemps l'excitation lumineuse à une intensité donnée ; le *signe primaire positif,* ou tendance permanente de l'organisme de se tourner et d'aller vers la lumière, tendance inhibée pendant les phases négatives. Ces trois facteurs combinés rendent compte de l'alternance des phases positives et négatives régulières du comportement phototropique des Daphnies. Le signe primaire positif est le *primum movens* de l'ensemble du comportement. Il indique certainement une sorte de polarisation de l'organisme réagissant. Mais de quelle nature est cette polarisation?

G. Bohn (1921) avait émis l'hypothèse suivante pour expliquer les tropismes, qu'il appelle « mouvements polarisés » : la réaction orientée d'un organisme dans un champ énergétique (lumineux, électrique, gravifique, etc...) est due à la structure polarisée, tissulaire, cellulaire et même moléculaire de cet organisme ; cette polarisation interne, qui dirige aussi la morphogénèse et le métabolisme (Cf. *Les conceptions de Child*), est à l'origine des impulsions motrices qui se manifestent dans des réactions polarisées en réponse à des

agents externes. Mais cette hypothèse est bien insusffiante, car elle ne montre pas de lien entre la polarisation interne et les mouvements polarisés.

Les idées de Bohn sont restées purement théoriques jusqu'à ces derniers temps. Je les ai soumises, à partir de 1950, à l'expérience dans le cas du galvanotropisme des Planaires. Ces Vers, comme l'immense majorité des animaux inférieurs, sont galvanotropiques cathodiques. Or, leur corps présente, non seulement une polarité électrique, partie céphalique légèrement négative par rapport à la partie postérieure (Hyman et Bellamy, 1922), mais encore une anisotropie électrique très nette : sa conductance électrique est plus grande en sens homodrome (cathode à la tête) qu'en sens antidrome (anode à la tête). De ce fait, la Planaire est plus excitable par un courant galvanique quand elle est en position homodrome que quand elle est en position antidrome dans ce courant (seuils d'excitabilité plus bas dans le premier cas que dans le second). J'ai pu, dans des recherches dont les résultats n'ont pas encore été publiés, montrer que *Planaria lugubris*, traversée longitudinalement par des courants électriques continus allant de quelques dizaines à quelques centaines de microampères, répond en développant une force électromotrice d'opposition qui croît avec l'intensité du courant d'excitation (jusqu'à environ 120 mV) et tend à annuler ce dernier. Cette force électromotrice d'opposition est plus forte quand la Planaire est en position homodrome dans le courant d'excitation que quand elle est en position antidrome. Ce phénomène est une nouvelle preuve de l'anisotropie d'excitation dont nous parlons. Comme la Planaire prend toujours dans l'eau où on établit un champ électrique, l'orientation cathodique (ou homodrome), il suit qu'elle obéit, en ce faisant, à la *loi du maximum d'excitation*. Cette loi est le lien logique cherché entre la polarisation (ou anisotropie) de l'organisme et ses mouvements polarisés, au moins dans le cas du galvanotropisme.

Mais il ne nous paraît guère douteux qu'une explication du même type vaille pour de nombreuses réactions polarisées appelées tropismes : *a*) Dans le phototropisme positif, l'orientation vers la source est due à ce fait que l'organisme, oculé ou non, est plus sensible dans sa région antérieure que dans sa partie postérieure et à ce que ses réponses primaires à la lumière obéissent à la loi du maximum d'excitation ; *b*) Dans le géotropisme, les propriocepteurs sont plus excités quand l'animal grimpe sur un plan incliné que lorsqu'il le descend (la vitesse et la précision de l'ascension étant proportionnelles au logarithme de l'angle d'inclinaison du plan incliné, selon W. J. Crozier) ; *c*) Dans le thigmotropisme, l'animal cherche à adhérer au solide par sa plus grande surface possible, etc... La loi du maximum d'excitation est probablement une des lois fondamentales des réactions sensori-motrices primaires. R. Pearl paraît l'avoir entrevue dès 1903, en étudiant les comportements des Planaires aux agents physiques et chimiques : « La réaction positive des Planaires aux agents physiques et chimiques : « La réaction positive est une réponse à une stimulation faible de la partie antérieure du corps » (p. 608 et suiv.). K. Goldstein dit aussi (*Structure de l'Organisme*, p. 99) : « Tout stimulus qui agit sur l'organisme provoque comme première réponse une orientation de l'organisme vers l'objet stimulateur. »

En synthétisant tous les faits que nous venons d'exposer, nous voyons qu'il existe chez les animaux deux grands groupes de réactions locomotrices orientées en réponse à des stimuli physiques :

1° *Des réactions qui obéissent à la loi du maximum d'excitation*, et qui se poursuivent jusqu'à un certain degré d'intensité du stimulus (maximum des réactions « positives ») ; par exemple le phototropisme positif. Ce sont essentiellement des *cinèses polarisées*. Nous les appelons des *tropismes vrais*, pour rappeler le terme que Loeb leur avait appliqué ; ce sont des *réponses non-adaptatives*.

2° *Des réactions qui tendent à ramener l'organisme à des conditions liminaires d'excitation*, ou à la soustraire à l'action du stimulus. Nous pourrions dire que ces réactions obéissent à la « loi du minimum d'excitation ». Mais il est préférable de les rapporter à la *loi de l'optimum*, comme l'a fait Jennings, ce qui indique leur caractère foncièrement *adaptatif*. Nous les appelons des *pseudo-tropismes* ou des *pathies* (entendant par là qu'elles dépendent de la manière dont l'animal supporte l'excitant). Par exemple le phototropisme négatif, les réactions infra- et supra-optimales du thermotropisme.

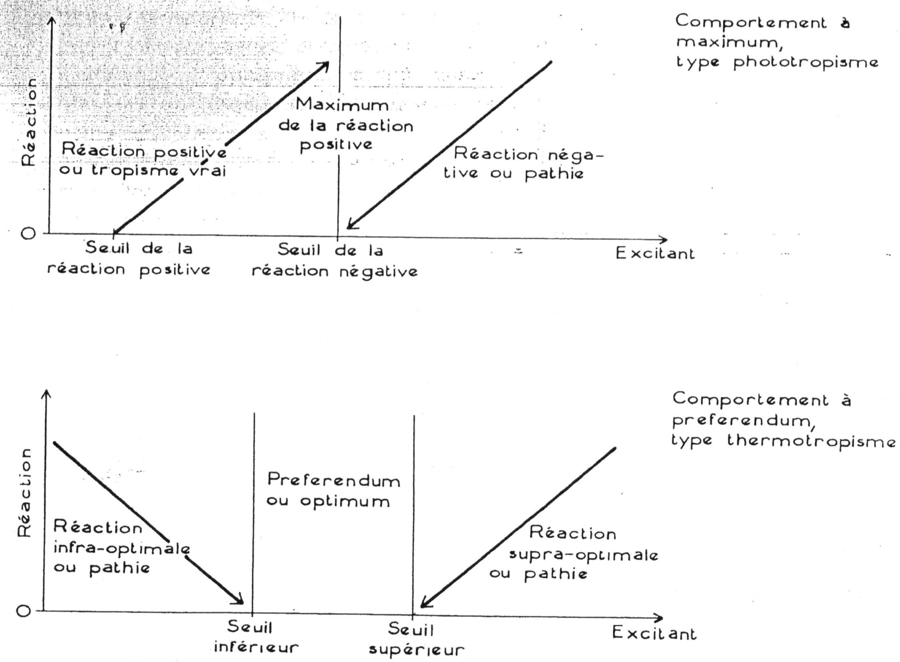


Fig. 1. — Les deux principaux types de comportements des animaux en réponse aux stimulations d'agents physiques ou chimiques : comportements à « maximum » et comportements à « preferendum ». Les flèches symbolisent à la fois les variations d'intensité des réactions et le sens de celles-ci. Ces réactions sont, suivant les cas, des tropismes ou des pathies. (d'après G. Viaud, 1949).

De là nous concluons que l'on doit diviser les comportements indistinctement appelés d'ordinaire tropismes ou taxies en deux grandes classes :

1° *Les comportements à maximum*, comme le phototropisme polyphasique, comprenant des tropismes vrais (phototropisme positif) et des pathies (phototropisme négatif). Le galvanotropisme (souvent biphasique), comme l'a montré F. Scheminsky 1930) et le géotropisme (monophasique) appartiennent aussi à cette classe.

2° *Les comportements à preferendum*, comme le thermotropisme, l'hydrotropisme, etc..., ne comprenant que de pseudo-tropismes ou pathies (Fig. 1).

Le problème se poserait évidemment de savoir dans laquelle de ces rubriques il convient de classer tel ou tel tropisme à caractères encore douteux : par exemple, les chimiotropismes divers. Ce sont les recherches à venir qui nous l'apprendront.

Les résultats de ces analyses présentent l'ensemble de la question des tropismes sous un jour tout nouveau. A la suite de Loeb, biologistes et physiologistes s'étaient surtout appliqués à étudier les « mécanismes » en jeu dans les tropismes et les taxies, principalement les mécanismes réflexes d'orientation. On peut considérer que l'ouvrage de Frænkel et Gunn, *Orientation in Animals*, 1940, résume l'essentiel de leurs travaux. Nous pensons :

1° Que tous ces mécanismes n'ont qu'une importance secondaire en regard des phénomènes fondamentaux du *sens* (positif ou négatif) des réactions, c'est-à-dire en bref l'attraction ou la répulsion.

2° Que la solution des problèmes concernant ces phénomènes fondamentaux ne peut être fournie que par des *facteurs psychologiques*, ou plus précisément des *lois de comportement*, comme la loi du maximum d'excitation ou la loi de l'optimum. Une loi de comportement, au niveau des tropismes et des réactions analogues, exprime une liaison constante entre un mode de sensibilité et un mode de réactivité, ou, si l'on veut, une tendance à réagir d'une certaine manière en réponse à une certaine excitation. Les mécanismes de la réponse peuvent être très variables selon les espèces (des Protistes aux Vertébrés !) ; ils peuvent même varier beaucoup chez les individus, comme le prouvent un grand nombre d'expériences sur lesquelles nous ne pouvons nous étendre (expérience de Rabaud sur les Criquets, les Guêpes, etc... ; d'Urban sur l'Abeille, 1932 ; de Mittelstædt sur l'Éristale, 1949, etc...) ; mais la réponse s'accomplit néanmoins toujours selon une loi invariable de comportement.

Distincts par les lois de comportement auxquelles ils obéissent, tropismes et pathies présentent cependant des caractères communs qu'il importe maintenant de mettre en évidence pour les confronter par la suite aux actes instinctifs :

1° Tropismes et pathies sont des réactions à des *agents*, c'est-à-dire à des stimuli qui agissent sur l'organisme en déclenchant et en entretenant une activité locomotrice orientée. L'*intensité* des stimuli joue un rôle capital

dans ces réactions, comme nous l'avons vu. D'autre part, les agents sont des *stimuli non-spécifiques* : la lumière, l'électricité, la pesanteur. Une Euglène réagit à la lumière comme une Daphnie, une Planaire ou une Drosophile, si on excepte les mécanismes d'orientation ; une Paramécie au courant électrique comme une Planaire ou un têtard de Grenouille.

Nous serons amenés à faire une distinction profonde entre stimuli-agents et stimuli-signes quand nous parlerons des instincts. Une telle distinction n'est pas faite par les physiologistes, mais elle est nécessaire aux psychologues. Pour les premiers, une excitation photique, par exemple, est toujours de même nature qu'elle vienne d'une source éclairante ou qu'elle signale la présence d'un objet. Mais pour les psychologues, le comportement d'un animal peut différer considérablement suivant que la lumière agit sur celui-ci ou qu'il l'utilise pour percevoir les objets.

2° Tropismes et pathies sont caractérisés par une *absence de motivation*. Ce fait a été bien mis en évidence récemment par H. Precht (1952). Cet auteur a réussi à faire aller et venir pendant des heures (soixante-dix fois le même trajet) entre deux lampes situées à 1 mètre de distance, s'allumant et s'éteignant alternativement, des Araignées Salticides du genre *Epiblemum*, qui sont photopositives. Le tendance tropistique ne s'épuise donc pratiquement jamais. Un animal qui obéirait à une motivation (un besoin, par exemple) n'agirait pas ainsi : après un certain nombre de réactions « positives », suivies d'insuccès, il cesserait de réagir. C'est ainsi que se présentent les réactions de capture d'*Epiblemum* à des leurres figurant plus ou moins grossièrement des Mouches. D'autres auteurs avaient fait autrefois des observations analogues : R. S. A. Beauchamp (1933-1937) avait montré, en inversant périodiquement le sens d'un courant d'eau, que le rhéotropisme positif des Planaires ne faiblit pas et que ces animaux peuvent ainsi parcourir des distances relativement considérables ; E. Titschack (1922-1926) a fait accomplir aussi des trajets très longs à des chenilles photonégatives de *Tineola bisselliella Hum.* en changeant périodiquement le sens de la lumière. Enfin, tous ceux qui ont expérimenté sur le galvanotropisme des Paramécies savent que l'on peut faire aller ces Infusoires vers la cathode pendant un temps très long, en inversant le courant, à condition que celui-ci ne soit pas trop intense.

Ce caractère d'absence de motivation distingue aussi les tropismes et les pathies des instincts, comme nous le verrons.

A cette analyse psychologique des tropismes et des pathies, il convient d'ajouter quelques considérations importantes sur ces réactions, du point de vue *psycho-physiologique*.

Tropismes et pathies se manifestent aussi bien chez des animaux dépourvus de récepteurs différenciés et de système nerveux que chez les animaux qui en sont pourvus. Ainsi, le sens dermatoptique suffit à provoquer les réactions phototropiques ; l'adjonction d'yeux a seulement pour résultat d'assurer une orientation axiale plus précise de l'organisme dans la lumière (Viaud, 1938). Il en est de même pour le géotropisme qui ne nécessite pas la présence d'appa-

reils statiques (otocystes) différenciés. D'autre part, les Protistes réagissent tropistiquement et n'ont pas de système nerveux à proprement parler.

Toutefois, chez les animaux pourvus d'un système nerveux véritable, il semble que tropismes et pathies n'aient pas le même substrat. Les tropismes vrais ne nécessitent pas l'intégrité du système nerveux. Les expériences de segmentation faites sur les Planaires en fournissent la preuve : les segments céphaliques contiennent la majeure partie du système nerveux, les segments médians et surtout les segments postérieurs ne possèdent guère que du réseau nerveux diffus ; or, ces derniers sont généralement photopositifs même en lumière forte ; ils sont également galvanotropiques cathodiques, ainsi d'ailleurs que le pharynx isolé qui se comporte comme un organisme entier (Viaud, 1949-1953). Bancroft (1904) avait montré autrefois que les morceaux de tentacules de Méduse sont galvanotropiques cathodiques. F. Scheminsky (1929-1934) a observé les mêmes faits sur des bras coupés et des pieds ambulacraires d'Astéries. En somme, le tropisme n'a pas de substrat localisé, il peut se manifester dans n'importe quelle partie d'un organisme pourvu que celle-ci reste vivante et active.

Pour les pathies, il n'en va pas de même. W. N. Hess (1924), expérimentant sur *Lumbricus terrestris*, qui n'est photopositif qu'en lumière très faible, a observé que l'ablation des ganglions cérébraux le rend photopositif même pour des lumières intenses et il conclut que « le ganglion cérébral est le facteur qui contrôle les réactions négatives ». Des faits semblables se retrouvent chez les Planaires : le segment antérieur, qui contient le cerveau, est photonégatif ; les autres segments, d'abord photopositifs, deviennent négatifs avec la régénération des yeux et du cerveau (Viaud et Médioni, 1949). F. Scheminsky a signalé aussi que le galvanotropisme biphasique des Échinodermes peut être supprimé par la mise hors circuit du système nerveux : une Astérie dont l'anneau nerveux a été coupé ne manifeste plus que du galvanotropisme cathodique (à noter que, pour Scheminsky, le galvanotropisme anodique est une réaction de fuite devant l'électrode excitante ou cathode). Ainsi les pathies paraissent liées à un substrat nerveux localisé chez les animaux à système nerveux centralisé. Ce substrat est précisément constitué par les centres supérieurs du système, ce qui montre que les réactions pathiques sont d'un niveau psychique plus élevé que les tropismes vrais.

Nous donnerons un tableau des caractères distinctifs des tropismes et des pathies à la fin du chapitre suivant.

III. — *ANALYSE GÉNÉRALE DU COMPORTEMENT INSTINCTIF*

En opposition aux tropismes et aux pathies, les instincts sont des comportements à *déterminisme interne prédominant* et qui comprennent des *réactions perceptives* à des situations ou à des objets.

Ces caractères ont été mis nettement en évidence par K. Lorenz, N. Tinbergen et leur école, et on peut dire que leurs travaux ont renouvelé nos conceptions sur les instincts.

D'après ces auteurs, toute réaction instinctive a un double déterminisme : *a*) *Interne :* elle obéit à une motivation ; *b*) *Externe :* elle est déclenchée par la perception d'un objet ou au moins d'un stimulus-signe. Ainsi, l'instinct de prédation est dû à une motivation, la faim, et est déclenché par la perception d'une proie spécifique.

Comme l'a montré Lorenz, une *méthode de double quantification* est toujours nécessaire pour analyser le déterminisme d'une réaction instinctive : quantification de la motivation, quantification de la stimulation. L'intensité d'une réaction instinctive dépend en effet en première ligne de la force de la motivation et celle-ci dépend à son tour, souvent, de la durée de privation qui crée le besoin. Selon le schéma hydraulique bien connu de Lorenz (1949), une « énergie endogène » s'accumule dans l'organisme pendant la privation comme une énergie mécanique s'accumule dans un réservoir d'eau. Quand l'énergie accumulée a atteint un certain niveau, une stimulation externe, suffisamment adéquate et d'une intensité convenable, pourra agir sur un mécanisme à déclenchement et l'énergie endogène se déchargera en une réaction instinctive. L'intensité de la réaction dépend aussi, mais dans une plus faible mesure, de l'intensité de la stimulation. Car, à énergie endogène égale, la facilité avec laquelle est déclenché le mécanisme est liée à l'intensité du stimulus. Dans le cas d'une motivation faible, une stimulation forte ou répétée (*loi de la sommation physiologique des stimuli*) peut déclencher la réaction. Si la motivation est forte, il suffira d'un stimulus faible ; parfois même celui-ci sera inutile, l'énergie endogène forçant l'inhibition qui empêche le mécanisme de jouer (cas des « activités vides »). Il y a, en somme, un rapport inverse entre la force de la motivation et celle de la stimulation nécessaires pour provoquer une réaction.

A ces facteurs quantitatifs il faut ajouter le facteur *qualité du stimulus*. Ce point est d'importance capitale. Toute réaction instinctive est, si on la considère du point de vue des facteurs externes de son développement, une *réaction perceptive*. Une réaction perceptive, dit Piéron, est essentiellement une « adaptation de la conduite à la nature de l'excitation », c'est-à-dire à ses qualités. Les stimuli de la réaction perceptive sont toujours des *stimuli-*

signes et non des stimuli-agents ; ce sont des stimuli dont la qualité est en rapport avec la motivation de la réaction ; ils sont les signes de son apaisement possible. Il s'ensuit qu'un stimulus peu adéquat ou inadéquat ne déclenchera une réaction que si le besoin est grand. Au contraire, un stimulus adéquat déclenchera la réaction même si le besoin est faible. Le comportement alimentaire de l'Hydre d'eau douce peut servir à illustrer ces notions : l'Hydre affamée absorbe un peu n'importe quoi ; non affamée, elle « choisit » ses aliments (G. Wagner, 1905).

Les objets du monde extérieur de l'animal sont des ensembles plus ou moins complexes de stimuli-signes. L'animal peut ne connaître ces objets que par un très petit nombre de signes : c'est le cas des animaux inférieurs, dont le monde extérieur n'est qu'une « Merkwelt » (Uexküll, 1921). Pour les animaux supérieurs, les objets sont connus par une pluralité de signes caractéristiques, plus ou moins interchangeables : leur monde est une « Gegenwelt ». Ces signes peuvent se suppléer les uns les autres dans le déclenchement des réactions instinctives ; c'est ce que P. P. Grassé a appelé la *règle de la pluralité des stimuli*. Ils peuvent aussi s'additionner. Il arrive en effet souvent, dans le cas d'une motivation faible, qu'un seul de ces signes soit inagissant, mais que la combinaison de plusieurs d'entre eux puisse déclencher la réaction ; c'est la *loi de la sommation hétérogène* de Lorenz et Tingergen.

Le comportement instinctif, considéré dans son ensemble, comprend :

1° Un *comportement d'appétence*, dû à la motivation. C'est un comportement d'exploration ou de recherche de l'objet susceptible de satisfaire la tendance. Il n'est pas caractérisé par un schème moteur stéréotypé, mais plutôt par son adaptativité aux circonstances et il a un caractère nettement finalisé.

2° L'*acte consommatoire*, provoqué par la perception de l'objet adéquat. Au contraire du comportement d'appétence, il est fondé sur des schèmes moteurs spécifiques, qui sont, dans l'ordre de la motricité, les correspondants des schèmes perceptifs innés de l'objet-stimulus. Il peut être simple, comme dans une réaction de capture ; il peut être très compliqué et se présenter sous la forme d'une chaîne de réactions qui se déroulent suivant un ordre fixé, comme dans les « rites » de la reproduction, la nidification, etc... De toute façon, c'est une activité essentiellement endogène (*Erbkoordination*, de Lorenz), dont les caractères héréditaires ou spécifiques apparaissent le plus nettement dans les « activités vides ». Mais, dans la majorité des cas, le déroulement de cette activité endogène s'accompagne de réactions d'orientation et d'ajustement, qui sont des activités exogènes commandées par des stimuli-directeurs et qui dépendent de la situation particulière où se trouvent l'animal et l'objet sur lequel porte son action (Cf. le comportement de l'Oie grise ramenant son œuf roulé hors du nid, étudié minutieusement par Lorenz et Tinbergen, 1938). Ces activités exogènes auxiliaires ont été appelées *Taxiskomponente* (composantes taxiques), par Lorenz et Tinbergen.

Ce dernier terme nous paraît mal choisi. En effet, les notions de taxies ou de tropismes concernent toujours des réactions à des stimuli-agents et non à des objets. Dans les réactions appelées composantes taxiques par Lorenz et Tinbergen, ce n'est pas la lumière ou la chaleur ou la gravité qui guident les mouvements de l'animal ; c'est un objet déterminé ou un signe particulier. L'œuf que l'Oie ramène au nid est un objet, ses déplacements sur un sol inégal sont des signes. De même, les baguettes ou le doigt qu'un observateur approche du bec de jeunes Merles au nid sont des objets ou des signes qui dirigent la réaction de la becquée (Tinbergen et Kuenen, 1939). De même encore, quand une Grenouille happe une mouche volant à portée, le stimulus visuel (mouche en mouvement) qui dirige la projection de la langue de la Grenouille n'est pas un stimulus-agent c'est un signe, etc... Toutes ces réactions sont, à proprement parler, des réactions perceptives, et non des taxies ou des tropismes. Tinbergen, dans son livre *The study of instincts* (1951), les place à côté de types d'orientation comme la phobotaxie des Paramécies en réponse à des stimuli chimiques ou comme la klinotaxie d'asticots en réponse à une lumière latérale. C'est une confusion analogue à celle que commettait Loeb qui appelait volontiers tropisme tout mouvement de locomotion dirigée, et qui faisait dire plaisamment à Éd. Claparède (Congrès de 1909) que lorsqu'un homme va au cabaret, c'est qu'il est mû par un « éthylotropisme » ! Ces confusions proviennent évidemment d'une analyse insuffisante des tropismes.

Dans tout comportement instinctif il existe un *système hiérarchique de réactions instinctives*, allant des plus générales aux plus spéciales, dépendant toutes d'une même motivation, mais déclenchées à des moments déterminés par des stimuli spéciaux. La motivation générale détermine d'abord une première disposition qui est celle du comportement de recherche ; dès que le lieu ou l'objet adéquats ont été trouvés, l'animal change de comportement sous l'influence d'une nouvelle disposition et accomplit un nouvel acte, et ainsi de suite jusqu'à l'acte final consommatoire. Ainsi l'analyse de l'instinct reproducteur de l'Épinoche montre d'abord une recherche d'un lieu de nidification convenable, puis, suivant les stimuli qui se présentent, la nidification, la pariade, les soins aux œufs, ou le combat avec un autre mâle ; dans ce dernier cas, les actes, qui dépendent de nouveaux stimuli, pourront être : menaces, poursuite ou fuite, etc... Ce système hiérarchique rappelle, dit Tinbergen, les organisations sociales humaines, où les chefs donnent les directives générales que les subordonnés appliquent de manière ou d'autre selon les circonstances.

Tinbergen a essayé de montrer que, à ce système hiérarchique de réactions, correspond une hiérarchie de centres nerveux. C'est un point de vue psycho-physiologique nouveau dans l'étude des instincts. Selon son hypothèse, les centres encéphaliques supérieurs sont principalement sous l'influence de la motivation générale et de ses facteurs, et le déclenchement des actes consommatoires dépend de l'excitation de centres subordonnés à des degrés divers excitation qui dépend d'autant plus des stimuli externes que les centres en question sont situés plus bas dans la hiérarchie. Ainsi, dans le cas de l'Épinoche, les hormones sexuelles de la maturité et un petit nombre d'autres

facteurs externes (élévation de la température de l'eau, entre autres) excitent le centre supérieur qui détermine la migration et la recherche d'un lieu de nidification. Ce comportement se poursuit jusqu'à ce qu'un « mécanisme inné de déclenchement » mis en action par des stimuli-signes adéquats (découverte d'un banc de sable en eau peu profonde) « débloque » les impulsions venant du centre supérieur et les laisse s'écouler vers les centres immédiatement inférieurs commandant les actes secondaires, nidification, combat, parade, etc...

Il est certain que la part de l'hypothèse est grande dans cette interprétation psychophysiologique, appuyée seulement sur des travaux de physiologistes qui portent sur les aspects moteurs des comportements (Von Holst, P. Weiss, W. R. Hess). Mais cette interprétation a le mérite de poser clairement les problèmes psychophysiologiques de l'instinct : du moment que les instincts sont des réactions hiérarchisées, le chercheur est en droit de penser que celles-ci ont pour substrat des mécanismes nerveux hiérarchisés et d'essayer de les découvrir. Pour le problème qui nous occupe présentement, elle a surtout le mérite de mettre en évidence la grande complexité des actes instinctifs en regard de la simplicité relative des tropismes et des pathies, et ceci du point de vue physiologique comme du point de vue psychologique.

Nous pouvons maintenant résumer en un tableau les caractères distinctifs des tropismes et des pathies d'une part, des instincts de l'autre.

Tropismes et pathies.	*Instincts.*
Réactions à des agents physiques ou chimiques (stimuli-agents), faites de mouvements d'orientation et de locomotion causées par ces agents.	Comportements déclenchés par des stimuli-signes ou objets (réactions perceptives) et aboutissant à des actes consommatoires plus ou moins compliqués et hiérarchisés.
Les tropismes sont des cinèses polarisées sans caractère adaptatif; les pathies ont un caractère adaptatif et ont pour but de soustraire l'organisme à un stimulus gênant. Tropismes et pathies sont indépendants d'une motivation. Leur déterminisme est principalement externe.	Comportements à déterminisme interne prédominant. Leurs facteurs endogènes principaux sont: la motivation, qui commande le comportement d'appétence; les schèmes perceptifs et moteurs héréditaires des actes consommatoires. Leurs facteurs exogènes sont: les stimuli-directeurs du comportement d'appétence, les stimuli-déclencheurs et directeurs des actes consommatoires. L'ensemble du comportement instinctif dépend donc surtout de facteurs endogènes.
Tropismes et pathies obéissent à des lois simples de comportement : loi du maximum d'excitation, loi de l'optimum (ou du minimum d'excitation).	Les instincts obéissent à de multiples lois de comportement: lois de l'accumulation de l'énergie endogène, lois de la stimulation ou lois des réactions perceptives, lois des rapports de la motivation et de la stimulation, lois des actes consommatoires, etc...
Les tropismes vrais ne dépendent nécessairement d'aucun substrat nerveux localisé. Les pathies, par contre, exigent l'intégrité des centres nerveux chez les animaux pourvus d'un système nerveux centralisé.	Le comportement instinctif exige la mise en activité successive de mécanismes hiérarchisés, allant des centres supérieurs qui sont les substrats de la motivation, à des centres subordonnés à des degrés divers qui commandent les actes consommatoires.

Ce tableau, résumé de nos connaissances les plus récentes, montre qu'il y a *une véritable opposition entre tropismes et pathies d'une part, instincts de l'autre* (1). S'il en est ainsi, il est bien évident qu'il ne peut plus être question de « réduire » les instincts à des tropismes ou à des réactions analogues, comme le pensaient Loeb et ceux qui l'ont suivi.

Mais il reste possible que les tropismes et les pathies jouent un certain rôle dans les comportements instinctifs. Les exemples que nous allons examiner maintenant nous permettront de nous faire une idée de ce rôle, et les analyses précédentes nous aideront dans cette tâche.

IV. — *ROLE DES TROPISMES DANS LES COMPORTEMENTS INSTINCTIFS*

Commençons par examiner des *instincts complexes* (comprenant des actes consommatoires compliqués), dont l'analyse a été faite, ou au moins poussée assez loin pour que nous puissions en dégager des notions sur la part qu'y prennent les tropismes ou les pathies.

A. — LA CONFECTION DE LA TOILE DES ARAIGNÉES ORBITÈLES

C'est un problème étudié depuis longtemps (J. H. Fabre, Mc Cook, Hingston, etc...) ; il a fait l'objet de travaux récents : A. Tilquin, 1940 ; H. M. Peters, 1948 ; Peters et Witt, 1949 ; König, 1951 ; Wolff et Hempel, 1951 ; Witt, 1952 ; G. Mayer, 1952.

Fabre, suivant ses idées directrices, comparait la toile de l'Épeire au filet de l'oiseleur et s'émerveillait de trouver dans l'ouvrage de l'Araignée la marque d'une finalité manifeste et l'effet d'une « haute géométrie inconsciente ». Le regretté Tilquin adopte un point de vue opposé : la construction de la toile n'est pas exécutée dans le but de servir de filet capteur. Selon une remarque de Rabaud, les Araignées peuvent très bien prendre des mouches sans toile. La construction de celle-ci répond à un besoin de filer de la soie et à la « sériciphilie » de l'Araignée (celle-ci « aime vivre dans la soie ») ; de ces deux tendances viennent les impulsions à tisser une toile. La pose des

(1) Cette opposition fait que le tropisme et la réaction perceptive ne sont guère « miscibles » l'un à l'autre, c'est-à-dire s'excluent mutuellement. Ainsi, le phototropisme ne se manifeste qu'en réponse aux excitations provenant d'une source lumineuse brillant dans l'obscurité; de telles conditions rendent difficiles ou même impossibles des perceptions visuelles d'objets.

premiers fils dépend du besoin de filer. Elle est favorisée ou guidée par un certain nombre de tropismes : phototropisme positif, géotropisme ascensionnel, thigmotropisme négatif. Grâce au phototropisme et au géotropisme, l'Araignée pose son premier fil (fil suspenseur) en haut de tiges ligneuses ; son thigmotropisme négatif la fait ensuite s'écarter de ces tiges, se tenir sur la soie et continuer la pose des autres fils : la « fourche », les fils de cadre, les rayons, la spirale sèche ou provisoire, la spirale gluante ou captrice, qu'elle tisse en détruisant la spirale provisoire. Wiehle (1927) remarque la quasi-constance de l'ordre de ces actes chez toutes les Orbitèles qu'il a étudiées. Selon Tilquin, les premières structures posées déterminent la pose des autres. Par exemple, les rayons primaires étant déjà en place, la pose des rayons secondaires et tertiaires est réalisée par l'Araignée qui tourne en rond sur l'ébauche de sa toile et pose un rayon à toutes les fois qu'elle rencontre un vide, « comme ferait un homme qui, montant à une échelle et trouvant des échelons manquants, les remplacerait successivement ». Ainsi, les structures posées sont comme des « champs de force » qui incitent l'Araignée à en poser d'autres. Les premiers actes de l'Araignée, dit Tilquin, créent « une sorte de milieu artificiel qui vient se superposer au milieu naturel » et qui est la source de nouveaux stimuli.

Tilquin pense que les facteurs principaux de la confection de la toile sont : *a*) Des *besoins* (besoin de filer de la soie) ; *b*) Des *tendances* (sériciphilie, répulsion pour ce qui est flottant, tendance à tourner en rond, à se tenir suspendue le dos en bas, etc...) ; *c*) Des *tropismes* (phototropisme positif, géotropisme ascensionnel, thigmotropisme négatif) ; *d*) Des *réflexes* (par exemple le réflexe de retournement qui se produit quand l'Araignée est au bout de sa spirale provisoire et va atteindre le cadre ; elle se retourne alors et commence sa spirale visqueuse, de sens inverse).

Toutefois, les tropismes ne jouent un rôle important qu'au *début de la confection de la toile*, lors de la pose des premières structures : « La toile de l'Orbitèle est le produit du cheminement d'une Araignée astreinte à tourner en rond à distance des supports matériels (thigmotropisme négatif) dans un champ dynamique qui se complique progressivement et tend à devenir autonome, c'est-à-dire à ne comprendre que des forces localisées dans des structures déjà disposées. Si l'action des supports matériels se fait sentir tout au long de la construction, puisqu'elle détermine en tout ou en partie la situation du moyeu dans l'espace disponible et la forme de la toile, il n'en est pas de même de la gravité et de la lumière : elles contribuent, avec la disposition et la nature des supports, à situer le fil suspenseur et la retraite ; mais, une fois ces structures confectionnées, la lumière ni la gravité n'interviennent plus, sauf peut-être chez certaines espèces, tout à la fin, pour l'orientation du stabilimentum » (pp. 522-523).

Aussi Tilquin déclare-t-il nettement que ni les tropismes ni d'autres facteurs exogènes ne peuvent expliquer la forme de la toile des Orbitèles : « La structure générale des toiles orbiculaires ne peut procéder que de *facteurs internes*. On ne voit pas quels agents physiques ou chimiques du milieu extérieur pourraient obliger certaines Araignées à construire des fils rayonnés et spirales » (p. 109).

Il reste néanmoins que Tilquin admet que les tropismes ont une grande influence sur la pose du fil suspenseur et des fils de cadre. Examinons de plus près ses arguments :

1° Question du thigmotropisme négatif. — Nous pensons d'abord que l'existence d'un tel tropisme est douteuse. On connaît de nombreux cas de thigmotropisme positif ; mais y a-t-il, au même titre, une répulsion pour les solides, entendons pour des solides non-blessants? Nous avons l'impression que la notion d'un thigmotropisme négatif a été inventée pour les besoins de la cause.

En admettant qu'il existe chez l'Araignée une répulsion pour les solides (tropisme ou non), cette répulsion explique-t-elle la pose du fil suspenseur? Nous constatons que ce fil joue un rôle fondamental dans la suspension de la toile. C'est un fil *beaucoup plus fort* que les autres, certainement pour cette raison. Il peut d'ailleurs être renforcé au besoin par un second fil. Il est toujours respecté par l'Araignée quand elle reconstruit sa toile. D'autre part, il peut être supprimé ou très réduit si les deux montants solides auxquels l'Araignée suspend sa toile peuvent être rapprochés par leurs extrémités (tiges très flexibles). De toute façon, l'Araignée donne toujours à son fil suspenseur une tension convenable.

Les faits montrent donc que l'Araignée, posant son fil suspenseur, ne cherche pas en réalité à fuir des montants solides, mais qu'elle *utilise* ceux-ci pour y suspendre le premier fil de sa toile et pour donner à cette dernière la solidité et la stabilité nécessaires. Cet acte paraît donc nettement finalisé et inclure des réactions perceptives (appréciation de la flexibilité des montants et de la tension du fil) ; il ne se réduit pas à un tropisme.

2° Les autres tropismes : phototropisme et géotropisme. — La pose du fil suspenseur dépend aussi, selon Tilquin, de ces deux tropismes. Il l'a démontré en employant des cadres orientés diversement par rapport à une source de lumière diffuse (fenêtre) et plus ou moins inclinés sur l'horizon. Le phototropisme a plus d'importance que le géotropisme. Car, si le cadre est disposé horizontalement et si ses extrémités sont tournées vers la fenêtre, l'Araignée pose son fil suspenseur entre les montants; si les extrémités sont tournées vers l'ombre, l'Araignée ne pose pas de fil suspenseur et ne commence pas à tisser sa toile.

Si les cadres sont plus ou moins inclinés (et convenablement éclairés), l'Araignée pose son fil suspenseur en divers points des montants. Si le cadre est vertical ou peu incliné, l'Araignée grimpe le long d'une des branches et place son fil suspenseur vers le haut. Si l'inclinaison du cadre dépasse 35°, l'Araignée pose le fil vers le « talon » du cadre. Donc le géotropisme détermine l'endroit où le fil est posé.

Ainsi, phototropisme et géotropisme se renforcent l'un l'autre ordinai-

rement et jouent un rôle important dans la pose du fil suspenseur. Mais ce rôle n'est que *directeur* ou même parfois *inhibiteur* (quand l'Araignée est attirée par la lumière dans la direction opposée de l'extrémité des montants, condition défavorable pour la pose du fil suspenseur). En tout cas, il est bien évident que ni le phototropisme, ni le géotropisme, ni le thigmotropisme « négatif » n'expliquent le phénomène de la pose du fil suspenseur, qui semble dépendre principalement de facteurs endogènes, comme le reste de la confection de la toile.

Les autres auteurs que nous avons cités (Peters, König, Witt, Mayer, etc...), presque tous de langue allemande, se sont attachés surtout à montrer que les Orbitèles travaillent selon un « plan » spécifique préétabli, dont ils ont essayé de trouver les éléments ou les facteurs. Ainsi, Peters remarque que la toile d'*Aranea diadema* a la forme d'une ellipse, le rapport du grand axe au petit axe étant en moyenne 1,24 (*Achsenquotient*). Les secteurs de la partie inférieure de la toile sont d'ouverture plus petite que ceux de la partie supérieure (rapport d'ouverture, ou *Quotient der Sektorenwinkel :* 1,7 en moyenne). Le quotient d'axes et le quotient de secteurs sont eux-mêmes en rapport constant :

$$Q = 1{,}7/1{,}24 = 1{,}39 \pm 0{,}55,$$

ce rapport ayant une valeur spécifique. Peters observe aussi que l'écartement des spires est fonction de l'ouverture des secteurs ; plus les secteurs sont étroits, plus les spires sont rapprochées. Et il conclut que la toile d'*Aranea diadema* a une structure géométrique définie, l'élément de cette construction étant le « segment » ou trapèze délimité par deux fils radiaires et deux fils de spire.

Les expériences de Peters semblent montrer que les principaux facteurs de cette structure sont : *a*) Les caractères de l'espace sensori-moteur de l'araignée ; *b*) La structure de son corps. *a*) La forme ellipsoïdale de la toile tient à ce que l'espace de l'Araignée est « hétérogène » ou « anisotrope », à cause de son sens de la pesanteur. Peters laisse une araignée commencer à construire sa toile sur un cadre de bois, montants disposés normalement, extrémités vers le haut. Quand les fibres radiaires sont posées, il tourne le cadre de 90° plaçant vers la droite ce qui était vers le bas. L'Araignée construit alors ses spires en ellipse, mais le grand axe de cette ellipse est à 90° de celui de l'ellipse qu'elle aurait tissée si le cadre n'avait pas été bougé. Donc, pour l'Araignée, les distances en sens horizontal sont plus courtes que les distances en sens vertical, à cause de la pesanteur ; c'est la raison du tracé elliptique. Cela revient à dire que la pesanteur, par conséquent le géotropisme, joue un rôle directeur, non seulement dans la pose des premières structures, comme le disait Tilquin, mais encore dans celle des dernières. Tilquin avait aussi remarqué que la pesanteur est un facteur de l'ellipticité de la toile, mais il pensait que l'axe de la toile est avant tout déterminé par l'attraction des supports rigides : « Il y a une tendance de la toile, disait-il, à se développer dans la direction des supports les plus rigides ». Et il remarquait que les toiles

horizontales ne sont pas forcément circulaires, ce qu'exige cependant la théorie de Peters.

Gertrud Mayer a repris cette question en 1952. Elle a montré que les jeunes Araignées, juste sorties du cocon (*Aranea diadema* et *Zilla-x-notata*) se mettent aussitôt à la construction d'une toile circulaire. Les toiles deviennent elliptiques chez les individus âgés. Est-ce l'effet de leur poids plus considérable? L'auteur a supprimé l'influence de la pesanteur, la toile commencée étant placée horizontalement ou mise sur un clinostat : dans ces cas, les Araignées, même âgées, tissent des toiles à peu près circulaires. Cependant, si la spirale provisoire est déjà tissée avant la mise hors jeu de la pesanteur, la spire définitive devient elliptique comme la spire provisoire. Enfin, une Araignée lestée avec du plomb a construit une toile à spires fortement excentriques.

Tous ces faits montrent bien que la pesanteur, et par conséquent les réactions géotropiques de l'animal, jouent un rôle directeur important dans le déterminisme de la forme (elliptique ou circulaire) et dans l'orientation des spires elliptiques de la toile de l'Araignée Orbitèle.

b) Le quotient des secteurs est en relation avec le quotient de l'angle des pattes de l'Araignée (*Quotient der Beinwinkel*). L'angle des deux pattes de devant, de chaque côté, est nettement plus petit que l'angle des pattes de derrière, de chaque côté, en position de repos. En moyenne, leur rapport est chez *Aranea diadema :* 51°/30° = 1,7. Or l'Araignée se tient toujours la tête en bas sur sa toile. Ceci expliquerait que le quotient des secteurs supérieurs et inférieurs est aussi 1,7. Autrement dit, l'Araignée poserait ses fils radiaires de manière à se reposer commodément sur ceux-ci.

D'autres facteurs endogènes très importants ont été mis en évidence par divers auteurs. Par exemple, H. Wiehle, étudiant comparativement diverses toiles d'Orbitèles, observe que la pose de la spire visqueuse se fait d'abord par va-et-vient, ou mouvement pendulaire, ensuite seulement par mouvement circulaire. L'Argiope donne l'impression de « boucher des trous » ou de garnir de soie des secteurs, plutôt que d'obéir à une impulsion aveugle à tourner en rond. D'autre part, la forme spécifique de la toile d'une Araignée est à peu près la même partout, sous les divers climats où on la rencontre ; mais, par exemple, *Cyclosa oculata* se montre en Allemagne dans des lieux ensoleillés, particulièrement dans des landes sablonneuses (bruyères) et sa toile est construite près de terre. Dans le sud de l'Espagne, sa toile se trouve sur les Opuntia, les Orangers ou les Citronniers, jusqu'à deux mètres de haut, et elle a alors un plus grand nombre de rayons (34-38 au lieu de 20-33). L'influence de la température se fait donc sentir sur le choix de l'emplacement, d'une part, et sur la densité de la toile, d'autre part.

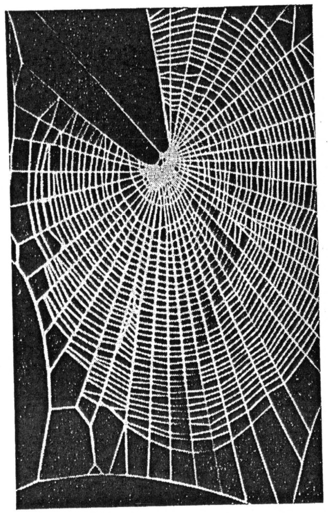
Witt explique la forme logarithmique de la spirale visqueuse par le fait que l'Araignée, en la posant, coupe toujours les rayons sous le même angle et obéit, ce faisant, tout simplement à la loi du moindre effort, ou loi d'économie : en effet, passant d'un rayon au suivant, elle aborde ce dernier suivant la normale pour prendre le plus court chemin ; le fil qu'elle tire derrière elle fait donc un angle constant avec tous les rayons sur lesquels il est posé.

König a tenté d'appliquer à la toile des Orbitèles les notions fondamentales de l'analyse des instincts de Lorenz et Tinbergen. A la base de toute la construction, il y aurait une « Stimmung », ou disposition à construire, dont le principal facteur interne serait la faim. De là un comportement d'appétence : recherche d'un lieu convenable. Ensuite, nouvelle « Stimmung » aboutissant à la pose des fils (suspension, cadre, rayons, etc...), puis les « Stimmungen » correspondant à la pose des spires sèche et visqueuse. Toutes ces activités seraient hiérarchisées, mais déclenchées par des stimuli externes : ainsi, l'Araignée cesse de poser ses rayons lorsque le stimulus-déclencheur « vide-dans-la-structure-radiaire » manque. Lorsque l'Araignée a commencé à poser sa spirale auxiliaire, le retour à la phase de la pose des rayons est impossible ; la destruction des rayons n'est pas suivie de restauration (comme c'est le cas lorsque les rayons sont détruits au thermocautère au fur et à mesure que l'Araignée les pose). La dernière phase (pose de la spirale visqueuse) est déclenchée par l'atteinte du fil de cadre à la fin de la pose de la spirale sèche. Bref, pour König, l'essentiel de la construction de la toile dépend des facteurs suivants :

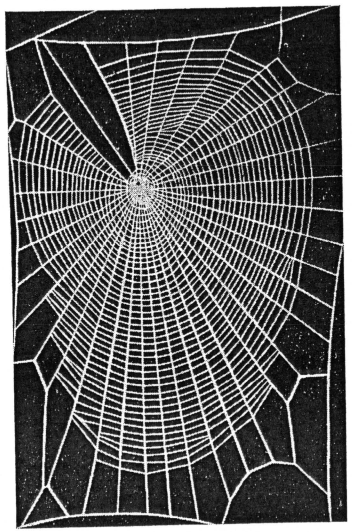
a) Dispositions ou tendances (*Stimmungen*) ;

b) Actes stéréotypés et irréversibles (*Erbkoordinationen*) ;

c) Réponses partielles à des stimuli externes (*Taxiskomponenten*).



2



3

Fig. 2 (A gauche). — Toile de *Zilla-x-notata* tissée dans les conditions ordinaires. Remarquer en haut à gauche le « secteur libre » et le « fil avertisseur ». (d'après P. N. Witt, 1952).

Fig. 3 (A droite). — Toile de *Zilla-x-notata* tissée sous l'influence de la *d*-diéthylamide de l'acide lysergique. Cette toile est nettement plus régulière que celle de la fig. 2. (P. N. Witt, 1952.)

Enfin, Wolff et Hempel (1951) et Witt (1952) ont étudié l'action de diverses drogues neurotropes sur la construction de la toile. Les Araignées ainsi traitées (on leur faisait avaler des Mouches imprégnées de la drogue), ont tissé des toiles selon le schème spécifique, même dans le cas où les fonctions qui président à l'exécution de la toile étaient perturbées. Ainsi, la scopolamine perturbe l'orientation, dérègle la pose des spires, diminue la centration ; la strychnine, exagérant les réflexes, donne des toiles d'une belle forme circulaire ; la *d*-diéthylamide de l'acide lysergique (alcaloïde voisin de celui du seigle ergoté) fait tisser à l'Araignée une toile absolument régulière, beaucoup plus régulière qu'elle ne l'est généralement dans la nature, car l'animal est, grâce à cette substance, soustrait en grande partie aux influences extérieures (Fig. 2 et 3).

Comme on le voit, la tentative de Tilquin de ramener la construction de la toile de l'Orbitèle au besoin de filer de la soie, à quelques tendances, à certains tropismes ou réflexes, et d'expliquer la pose de nouvelles structures par des excitations provenant de structures déjà posées, paraît aujourd'hui dépassée. Sans nier l'action des tropismes, les auteurs récents insistent sur la primauté de facteurs endogènes et montrent que la spécificité de la toile est principalement le fait de « behaviour patterns » innés ou héréditaires. Le rôle des tropismes dans tout ce comportement instinctif semble être de diriger, de « canaliser » des réactions spécifiques, parfois aussi de les inhiber ; ils sont bien loin en tout cas, de les constituer. On ne peut d'ailleurs refuser à Tilquin d'avoir bien compris ce fait essentiel.

B. — LES MIGRATIONS GÉNÉTIQUES DES POISSONS ET DES OISEAUX

Nous avons montré dans un article récent (1953), en nous appuyant sur de nombreux travaux, que les migrations des Poissons et des Oiseaux sont de deux types principaux, distingués par H. Wachs (1926) : *migrations sur un large front, migrations sur des routes définies ;* cette distinction nous paraît fondamentale pour étudier le rôle des tropismes et des réactions analogues dans ces migrations.

Les migrations sur un large front sont reconnaissables à un caractère objectif très net : elles se déploient sur « un front de migration », lequel coïncide à peu près avec des lignes d'iso-variation de conditions physiques extérieures = éclairement, température, salure, etc... (Fig. 4 ,1). Ces migrations ne diffèrent pas essentiellement de celles du plankton, qui sont réglées aussi par des conditions physiques ou chimiques du milieu aquatique et par leurs variations. Tous les auteurs en effet s'accordent pour dire que l'éclairement, la température, la salure de l'eau, sa teneur en O_2 et en CO_2, son *p*H, etc..., sont les facteurs principaux qui déterminent la répartition du plankton à diverses profondeurs. Ce sont des tropismes (ou des pathies) qui constituent les réactions motrices

orientées aboutissant à cette répartition. Ainsi, le phototropisme tend à faire monter le plankton à la surface, mais la photopathie le retient dans les zones où il peut supporter l'éclairement qui y règne ; il se trouve donc en plus grande densité vers la limite supérieure de ces zones. Si l'éclairement diurne baisse, cette limite supérieure s'élève et le plankton migre vers le haut au crépuscule. Le phénomène a lieu en sens inverse le lendemain matin. De faits analogues peuvent être rapportés à l'influence de la température et des autres agents physiques et chimiques. Bref, les migrations planktoniques sont dues essentiellement à des tropismes et à des pathies.

On trouve aussi des migrations de type planktonique chez des Poissons et des Oiseaux. On les reconnaît au même caractère objectif : les animaux sujets à de telles migrations se répandent partout où les conditions physiques ou climatiques sont maximales pour leurs tropismes ou optimales pour leurs pathies. Par exemple, les Poissons « saisonniers » (Hareng, Sardine, Maquereau, Thon), dont les migrations dépendent surtout de la température et de la salinité de l'eau de mer. Les Harengs se tiennent en surface à la limite des « transgressions marines », du côté des eaux froides et peu salées (Le Danois). Ils sont des « détecteurs biologiques » de ces transgressions saisonnières. La Sardine et le Maquereau sont aussi des détecteurs biologiques des transgressions : ils se tiennent à leur limite, mais du côté des eaux chaudes et salées. Le Thon et le Germon, poissons d'eau chaude, se rassemblent dans les eaux méridionales et se dispersent en été dans l'Atlantique et la Méditerranée.

Au même type appartiennent encore les migrations des Leptocéphales d'Anguilles. Les Leptocéphales des Anguilles d'Europe, éclos dans la mer des Sargasses, à une profondeur d'au moins 1.000 mètres, sont phototropiques positifs et montent en surface, ils recherchent des températures élevées (17 à 18° C au début) et de fortes salures (36 à 37 p. 1000). Ils se dispersent en tous sens autour de leur frayère natale, mais se heurtent vers le nord à des courants froids (Labrador) et au sud à des courants trop chauds (C. équatorial). Leur dispersion ne peut alors se faire que dans la direction du nord-est, vers l'Europe, aidée d'ailleurs par le Gulf-Stream. Les cartes dressées par J. Schmidt montrent qu'il s'agit de migrations sur un large front, commandées par les variations des conditions physiques du milieu. Leur transformation en Civelles, à la troisième année de leur vie, apporte des modifications profondes de leurs tropismes : les Civelles deviennent rhéotropiques positives, « hydrotropiques positives » ou halophobes, et elles remontent les fleuves. La migration des Leptocéphales est « passive », celles des Civelles est « active », dit M. Fontaine. En réalité, Leptocéphales et Civelles sont sujets à des tropismes ou des pathies, les uns comme les autres ; mais les tropismes vrais sont particulièrement saisissants chez les Civelles. Cette transformation du comportement s'expliquerait, selon V. Vilter (1946) par l'hyperfonctionnement de l'hypophyse ; selon Fontaine et Mlle O. Callamand (1943-1948), par la déshydratation de leur organisme liée à l'hyperactivité thyroïdienne de la métamorphose.

Parmi les Oiseaux, certains migrent, d'après H. Wachs, sur un large front déterminé principalement par le déplacement des isothermes aux changements de saison. La carte, dressée par Cooke (1915), des migrations de l'Oie grise du Canada (*Branta canadensis*) en Amérique du Nord, montre bien que cet oiseau se déplace au printemps vers le nord sur un très large front qui coïncide presque avec l'isotherme de 35° F (= 1,67° C). Ici encore, les conditions physiques du milieu imposent aux déplacements de l'animal une limite infranchissable en deçà de laquelle il se cantonne et qu'il suit quand elle remonte vers les hautes latitudes. Toutes ces migrations ne posent sans doute d'autres problèmes que ceux qui peuvent être résolus par l'étude patiente des tropismes ou des pathies des animaux considérés, de leurs combinaisons ou interférences.

Il en va tout autrement des *migrations sur des routes définies*. Celles-ci sont reconnaissables à un autre caractère objectif : elles coupent perpendiculairement de nombreuses lignes d'iso-variation des conditions physico-chimiques du milieu et ont lieu d'une région géographique plus ou moins localisée (habitat d'alimentation) à une autre (aire de reproduction) (Fig. 4, 2). Parmi les Poissons qui migrent de cette manière, il nous suffira de citer les cas de « thalassotoques » comme l'Anguille et de « potamotoques » comme le Saumon. Il est inutile de décrire ici en détail les aspects géographiques de ces migrations. Bornons-nous à rappeler que les Anguilles quittent en automne les rivières et les étangs à l'époque de leur maturité sexuelle et, faisant un long voyage dans les fleuves et l'Océan, vont se reproduire au printemps dans la fosse des Sargasses, au nord des Antilles (aire dont l'étendue, par rapport à celle de l'Océan est minuscule). Leur route, à partir du plateau continental n'est pas connue expérimentalement ; mais, selon toute vraisemblance, elle doit être à peu près en ligne droite, si l'on en juge par le trajet à parcourir (5.000 à 6.000 kilomètres sur la route orthodromique) et la vitesse de migration qui ne saurait dépasser 30 kilomètres par jour (J. Schmidt). Pour le Saumon, les routes sont mieux connues : Le Danois a montré que les Saumons européens suivent les thalwegs des estuaires sous-marins creusés depuis les temps géologiques dans le plateau continental et remontent ainsi périodiquement, souvent au moment de leur maturité sexuelle, de leur habitat d'alimentation (bordure de ce plateau) à leurs aires de reproduction (hautes vallées des fleuves et des rivières). D'autre part, les expériences bien connues de Rich et Holmes (1929), faites sur des Saumons américains (du genre *Onchorynchus*) ont précisé que ces Poissons savent retrouver leur rivière natale parmi tous les cours d'eau dans lesquels ils peuvent s'engager.

Quelle peut être la part des tropismes et des pathies dans des migrations d'une telle amplitude et qui ont lieu sur des routes aussi nettement définies? Certains auteurs l'ont manifestement exagérée (L. Roule, par exemple). Nous ne pouvons comprendre que des tropismes puissent conduire les Anguilles d'Europe à la fosse des Sargasses à travers tout un océan. Le seul fait que ces animaux coupent nécessairement, tout au long de leur trajet, d'innombrables lignes d'iso-variation, au lieu de se répandre le long de ces lignes comme feraient des animaux mûs par des tropismes, me paraît suffisamment

démonstratif. Il reste alors que les Anguilles prennent ces variations du milieu comme des *signes*. C'est à une hypothèse de ce genre que semble se rallier Le Danois : « La température et la profondeur sont les *guides* de ces Poissons dans leur voyage nuptial... Les Anguilles reconnaitraient leur frayère à l'endroit où l'isotherme + 16° atteint sa plus grande profondeur dans l'Atlantique Nord, vers 1.000 mètres environ ». Ainsi, un *ensemble de signes* caractériseraient pour les Anguilles la route de leur migration et son terme? Il ne s'agit plus de tropismes vrais ou de pathies, mais bien de *réactions perceptives*, et nous sommes, pensons-nous, en droit de dire que la migration génétique des Anguilles est un instinct, au sens propre du terme, et non un ensemble de tropismes.

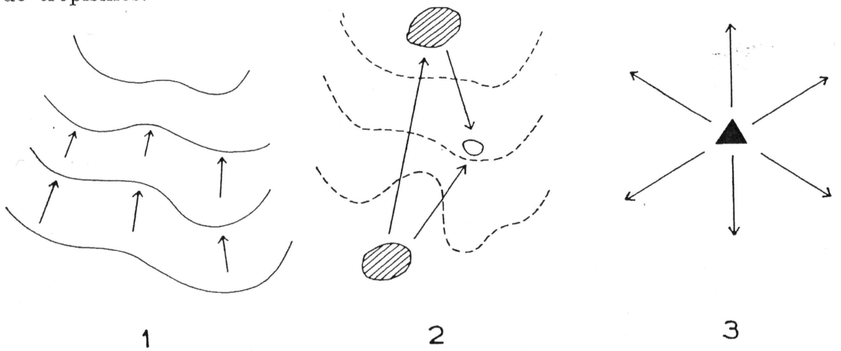


Fig. 4. — Les trois principaux types de migrations animales (d'après G. Viaud, 1953).

1. — Migrations « sur un large front » . Les lignes ondulantes indiquent des lignes d'iso-variation du milieu (d'après H. Wachs, 1926).

2. — Migrations « sur des routes définies ». Les lignes en traits interrompus indiquent encore des lignes d'iso-variation. Les surfaces hachurées représentant l'aire d'alimentation et l'aire de reproduction. La petite surface blanche désigne un lieu de repos sur le trajet d'aller ou de retour (d'après H. Wachs, 1926).

3. Migrations « rayonnantes », comme celles des Criquets et des Lemmings. Elles se font dans des directions très différentes au gré des circonstances, à partir d'un « foyer de dispersion « (triangle noir). Le dernier type de migrations n'est pas analysé dans le présent exposé : il a moins d'intérêt que les deux premiers relativement au problème dont nous nous occupons ici. Pour plus de détails, voir notre article : Problèmes psychophysiologiques posés par les migrations animales, *Journ. de Psychol.*, 1953, vol. 46, p. 12-48.

Pareilles remarques valent évidemment pour les Saumons. Seraient-ils conduits à leur frayère par une combinaison de rhéotropisme et de « branchiotropisme », etc...? Sûrement pas. E. S. Russel (*Comportement des Animaux*, pp. 57-58) observe justement à ce propos : « Le fait de réagir comme à un stimulus à un relèvement du taux d'oxygène lorsque ce stimulus est *présent*, n'est pas la même chose que de se mettre à la recherche de ce stimulus *présent*, n'est pas la même chose que de se mettre à la recherche de ce stimulus particulier *lorsqu'il est absent*... La théorie explique encore moins pourquoi le Saumon se mettrait à la recherche d'un estuaire déterminé, celui conduisant à la rivière où il est né. Bien plus, il y a des faits qui montrent que, dans

l'embouchure des rivières, l'élévation du taux de l'oxygène *n'est pas* le facteur qui détermine la montée du poisson. Par exemple, dans le segment inférieur de certaines de nos rivières à Saumons, comme la Tees et la Tyne, il y a sur un long parcours des zones extrêmement polluées où l'oxygène peut tomber très bas. Il peut même s'y trouver d'authentiques poisons. Malgré tout, le Saumon fait tous ses efforts pour franchir cette zone d'eaux polluées et un certain nombre d'exemplaires y parviennent... » Parlant aussi des Saumons, L. Scheuring (1929) écrivait déjà cette phrase qui nous paraît clore sur ce point le débat : « La migration et son développement dépendent du complexe des *signes perceptifs spécifiques* (spezifische Merkmale) du Poisson considéré ».

Est-ce à dire cependant que les tropismes ne jouent aucun rôle dans les migrations génétiques des Poissons? Certains faits non douteux permettent de donner au moins un commencement de réponse à cette question. Il semble bien que le déclenchement de l'activité migratrice de l'Anguille est dû à une déminéralisation de son corps. Fontaine et Mlle Callamand ont montré que, quand la maturité sexuelle s'accomplit, il y a une diminution de la teneur en chlorures du sang, sans possibilité de récupération dès que l'Anguille ne s'alimente plus. Krogh (1939) a établi en effet que l'Anguille, exception parmi les Poissons, ne peut pas régler sa pression osmotique interne au niveau de ses branchies. Elle est donc chassée de l'eau douce, ou attirée par un gradient de salinité qui lui permet de rétablir sa teneur en sels. Reste à savoir si des gradients de salinité directeurs existent dans les rivières et dans les fleuves. La question est assez controversée, mais il n'est pas impossible, à prendre les choses en gros, que de tels gradients se manifestent suffisamment pour conduire les Anguilles à la mer. D'autre part, une très belle expérience de Koch et Heuts (1942) a montré qu'on peut provoquer un état osmotique voisin de celui de la maturité sexuelle chez l'Épinoche, en injectant à des individus immatures de l'hormone thyroïdienne. Or, chez l'Épinoche, animal pourtant très euryhalin d'ordinaire, la baisse de la régulation osmotique entraîne une migration vers des eaux douces. Bref, les tropismes peuvent jouer un rôle important dans le déclenchement de la migration de certains Poissons.

En est-il de même pour les Saumons? Fontaine pense que, si les migrations du Saumon vers la mer ne peuvent être dues à une déminéralisation, néanmoins l'hypothèse d'un hyperfonctionnement endocrinien est aussi à envisager. L'hypophyse, dit-il, porte certainement une responsabilité majeure dans la maturation génitale et, de plus, les migrations des « smolts » (Saumons allant vers la mer) se produisent à une phase d'accélération de croissance due à une hyperactivité des glandes endocrines dynamogènes. A ces faits semble liée l'euryhalinité des smolts, nettement supérieure à celle des « parrs » (ou Saumons jeunes, sédentaires en eau douce). Mais cela ne nous explique guère pourquoi les smolts vont vers la mer ; tout au plus comprenons-nous, à l'aide de ces faits, que les smolts présentent une plus grande activité motrice que les parrs et un pouvoir de supporter la vie dans l'Océan.

Le sens de leur migration reste encore obscur, du seul point de vue des tropismes.

Ainsi la question du rôle des tropismes dans les migrations génétiques des Poissons est très délicate et ne peut encore être résolue de manière satisfaisante. Ce qui semble le plus vraisemblable actuellement, croyons-nous, c'est que les tropismes peuvent bien jouer un rôle dans le déclenchement de la migration, en orienter même parfois le sens au départ; mais l'orientation sur des « routes définies » et la reconnaissance du lieu de la frayère dépendent certainement de réactions perceptives qui nous obligent à classer ces comportements dans le groupe des instincts.

Des conclusions analogues peuvent être tirées de l'analyse des migrations génétiques des Oiseaux. Le déclenchement de l'activité migratrice au printemps, selon les expériences bien connues de W. Rowan (1924-1946), de A. Wolfson (1942-1948), etc..., est lié à des variations du fonctionnement des glandes endocrines. D'après Rowan, ce sont les gonades ; d'après Wolfson, il s'agit d'une hyperactivité hypophysaire, déterminant une accumulation de graisses nécessaires pour un long voyage (aussi bien d'ailleurs pour la migration d'automne que pour la migration de printemps). Nous ne pouvons discuter ces hypothèses, qui sont hors de notre propos. Notons cependant que les expériences de Rowan semblent montrer que l'activité migratrice de printemps se manifeste spontanément par un départ en direction du nord, dès son déclenchement. Mais on ne voit pas bien ici le rôle des tropismes ou des pathies, puisque, avançant expérimentalement le moment de la migration, Rowan a pu faire migrer en plein mois de janvier, au Canada, des Corneilles vers le nord. Il est évident que l'hypothèse de variations des conditions climatiques est ici insuffisante pour expliquer la direction prise.

L'orientation des Oiseaux migrateurs en cours de route a été un problème très discuté. Il reste encore assez obscur. On a surtout invoqué autrefois l'influence de repères géographiques (côtes, fleuves, montagnes, etc...). Mais nombreux sont les Oiseaux qui traversent en ligne droite de grandes étendues d'océan (plusieurs milliers de kilomètres dans le cas des pluviers américains), dépourvues de repères (îles). On songea alors à des sens spéciaux : sensibilité à l'infrarouge pour la vision lointaine, sens magnétique, sens de la rotation terrestre (effet Coriolis), etc... Des critiques rigoureuses écartèrent ces hypothèses. G. Kramer, de Wilhelmshaven, a renouvelé la question ces dernières années en montrant, sur des Étourneaux et des Pigeons, que ces animaux se guident sur le soleil en tenant compte de sa hauteur et de son azimuth suivant l'heure (notion d' « analyseur astronomique »). S'agit-il d'une forme de phototropisme? Non, mais d'une *forme de réaction perceptive dérivée du phototropisme.*

Il y a une évolution graduelle du phototropisme à l'orientation sur le soleil. La lumière guide d'abord phototropiquement les animaux, ensuite ils se guident sur elle. Retraçons brièvement les étapes principales de cette évolution :

1° Les animaux phototropiques mis à l'obscurité ou en lumière diffuse vont au hasard en tous sens (expérience de von Buddenbrock sur des Chrysomélides, de F. Doflein sur la larve du Fourmilion). Mais dès qu'on les éclaire avec une lumière dirigée — et directrice — ils vont en ligne droite, soit dans la direction des rayons, soit en faisant un angle constant avec celle-ci (orientation *ménotactique* d'A. Kühn, 1919).

2° Un animal dont les facultés psychiques sont suffisamment développées peut conserver dans sa mémoire le souvenir de l'angle que fait son trajet avec la direction des rayons. Il utilisera alors ce souvenir pour retourner à son nid, par exemple (expériences de A. Brun sur le « homing » des Fourmis, de E. Wolff sur le homing des Abeilles, de K. von Frisch sur les voyages des butineuses et leurs danses indicatrices, etc...). De ménotactiques, l'orientation devient *mnémotactique* (A. Kühn). A ce stade, la lumière est devenue un signe, elle a cessé d'être un simple agent directeur.

3° Finalement, l'orientation mnémotactique se complique de la possibilité de corriger les angles de marche en tenant compte des variations de position du soleil dans le ciel au cours de la journée. Les Abeilles seraient déjà capables, selon von Frisch, d'opérer de telles corrections. Mais il est probable que cette faculté est plus répandue qu'on ne pense (expériences de F. Papi et L. Pardi, sur des Talitres, 1953). En tout cas, elle existe chez les Oiseaux. Le type d'orientation découvert par G. Kramer n'est pas un tropisme, mais bien l'utilisation d'un tropisme, ce qui n'est pas la même chose, psychologiquement parlant : c'est une réaction à un ensemble de signes, donc une réaction perceptive nettement caractérisée.

La reconnaissance du point d'arrivée, ou terme de la migration, est certainement le fait de réactions perceptives, et non de tropismes ou de pathies. En effet, les aires de ponte ou d'hivernage sont souvent assez étroitement délimitées. Ainsi, le Pluvier du Pacifique (*Charadrius fulvus*) pond et couve dans l'Alaska et hiverne aux îles Gambier ; le Pluvier d'Amérique (*Charadrius dominicus*) pond et couve sur les côtes nord du Canada et de la terre de Baffin et hiverne dans le Sud du Brésil et au Paraguay ; le Coucou à longue queue de Taïti (*Urodynamis taïtensis*) se reproduit en Nouvelle-Zélande pendant l'été austral et migre pour l'hiver austral vers les îles de la Société ; sur sa route s'échelonnent de nombreux archipels où il ne s'arrête pas, etc...

Nous ne savons pour ainsi dire rien des signes qui permettent à ces Oiseaux de reconnaître leurs aires d'hivernage et de reproduction. Les hypothèses fondées sur la considération de climats — pouvant faire intervenir par conséquent des tropismes et des pathies — se révèlent insuffisantes. Que penser de théories qui invoqueraient la notion de thermopréférendum pour expliquer que les Pluviers vont pondre dans l'Arctique entre 0° et + 10° C et « hivernent » au Paraguay (pendant l'été austral !) à une température *moyenne* de + 25°? La dérive des continents, pense A. Wolfson (1948) pourrait expliquer l'éloignement actuel d'aires de reproduction et d'alimentation qui, au Tertiaire, étaient voisines, et par conséquent, faire comprendre, d'une part que les Oiseaux entreprennent actuellement de longs voyages pour aller d'une aire à l'autre et, d'autre part qu'ils reconnaissent celles-ci à des signes qui les guident

depuis l'origine de leur espèce. Théorie encore bien hasardeuse. La dérive du continent américain vers l'ouest peut fort bien expliquer la migration génétique de nos Anguilles à la minuscule fosse des Sargasses, mais il est plus difficile d'admettre que l'aire de reproduction actuelle d'un grand nombre d'Oiseaux représente « la partie de Laurasia ayant dérivé en direction du N.-W. ». Quoi qu'il en soit, il nous paraît bien peu probable que des tropismes et des pathies suffisent à rendre compte de l'orientation de la route de migration et de la reconnaissance de son point d'arrivée.

Pour résumer cet exposé sur les migrations des Poissons et des Oiseaux, nous dirons : 1° Que les migrations sur un large front des animaux saisonniers sont certainement dues à des tropismes ou des pathies ; 2° Que les migrations génétiques, sur des routes définies, sont presque exclusivement guidées par des réactions perceptives et non par des tropismes et des pathies. L'autonomie de ces migrations par rapport aux conditions climatiques est très souvent frappante. Ce caractère est encore plus accusé chez les Oiseaux que chez les Poissons. Chez ces derniers, les tropismes jouent vraisemblablement un rôle au départ des migrations.

C. — L'ESSAIMAGE DES TERMITES

P. P. Grassé (1942) a fait « l'analyse causale de ce complexe instinctif ». Il a montré, en substance, que, chez le Termite lucifuge (*Reticulitermes lucifugus*) et le Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis*), l'essaimage n'a lieu que si certains *facteurs externes* sont réunis : température (22° C au minimum), humidité (50 à 70 %). A ces facteurs externes sont joints des *facteurs internes :* maturité physiologique des sexués ailés (dont la maturité génésique n'apparaît d'ailleurs qu'à la suite de l'essaimage) ; stimulation sociale (agitation, « fièvre » de toute la population des neutres, qui traduit une hypersensibilité de ces derniers ; les sexués ailés sont comme pressés de partir ; les neutres percent des orifices mettant l'intérieur du nid en communication avec l'extérieur, etc...). La maturité physiologique des sexués, dit Grassé, se reconnaît à trois signes : 1° L'aptitude au vol ; 2° L'apparition du phototropisme positif (les larves et les neutres sont fortement lucifuges) ; 3° La labilité extrême des ailes. L'apparition du phototropisme positif est progressive ; elle évolue en même temps que se développent les yeux, pendant quinze jours environ (G. Richard, 1951).

Cette apparition du phototropisme positif est suivie de la perte du thigmotropisme positif pour les parois et les galeries. Grassé pense à ce propos qu'il s'agit bien plus d'un besoin, d'une « pathie » que d'un tropisme : « L'animal dont le corps n'éprouve pas certaines sensations de contact ressent un malaise qui se traduit par une agitation insolite. Or, les ailés perdent peu à peu cette « thigmopathie » et quittent, sans répugnance, les étroites galeries contre les parois desquelles ils frottent ou heurtent leur abdomen ».

Après le vol d'essaimage, qui n'est jamais bien étendu, lorsque les sexués sont tombés à terre, les tropismes se renversent peu à peu : perte du phototropisme positif, réapparition du thigmotropisme.

On voit donc que l'essaimage des Termites dépend en partie de l'apparition de certains tropismes et de la disparition de certains autres qui sont inhibiteurs du comportement. L'essaimage paraît être à première vue une suite d'événements adaptés, liés les uns aux autres ; mais, en réalité, tous ces actes successifs sont déclenchés par des stimuli indépendants : ils n'ont « ni les mêmes causes, ni la même nature ». Ces actes sont, principalement, des *tropismes* et des *actes déclenchés par des impulsions internes* (par exemple, agitation avant l'essaimage, recherche du conjoint tombé à terre, etc...).

Mais l'essaimage n'est qu'une partie du comportement complexe de reproduction des Termites. Plus précisément, il n'en est que le début. La suite des événements se présente de toute autre manière : quand les sexués sont tombés à terre, ils cherchent d'abord à se débarrasser de leurs ailes et y parviennent assez facilement, au besoin en employant divers moyens. Quand deux partenaires se sont rencontrés, ils se caressent la tête avec leurs antennes, pendant un temps plus ou moins long ; puis ils exécutent des promenades « en tandem », la femelle précédant souvent le mâle, mais pas toujours, et qui peuvent durer des journées entières. A un certain moment, ils s'arrêtent et commencent à creuser dans le sol la cellule qui deviendra leur chambre nuptiale (copularium) et le début du nid de la population future. L'accouplement y aura lieu, après que mâle et femelle se seront amputés des articles terminaux de leurs antennes, on ne sait pourquoi.

Dans tout ce comportement nous serions fort en peine de dire le rôle que peuvent jouer les tropismes. Sans doute comprend-on que la perte du phototropisme positif et la réapparition du thigmotropisme facilitent le creusement du copularium. Mais on ne peut aller plus loin : le déterminisme de cette action paraît endogène et celle-ci se produit suivant un schème spécifique. Le fait que des sexués ailés, arrivés à maturité génésique, introduits expérimentalement par Grassé dans des nids artificiels, s'y reproduisent aussitôt sans creuser de copularium, montre seulement que cette action dépend de stimuli déterminés, mais n'empêche pas qu'elle ait un caractère relativement autonome. Le déroulement des actes successifs n'est pas forcément immuable. Pour que chacun d'eux se produise, il suffit qu'il ait sa motivation propre et ses stimuli adéquats. Mais ces remarques nous conduisent à ranger ces actes dans la catégorie des instincts et non dans celle des tropismes.

Que conclure de l'analyse de l'essaimage des Termites faite par Grassé, du point de vue de notre étude? 1° Que l'essaimage ne constitue que le début d'un comportement complexe de reproduction, fait principalement d'actes instinctifs ; 2° Que l'essaimage dépend certainement, en partie, de quelques tropismes (phototropisme, hygrotropisme, thermotropisme, thigmotropisme) ; mais que ces tropismes ne jouent guère qu'un rôle directeur, ou facilitateur ou inhibiteur, dans les diverses phases du comportement ; 3° Que le rôle de

ces tropismes s'exerce surtout au début du comportement, ou de certaines de ses phases, c'est-à-dire à la sortie du nid et à l'atterrissage des sexués. Tout le reste est réactions instinctives, à caractère relativement autonome, dépendant vraisemblablement de perceptions pour leur déclenchement.

D. — EXAMEN DE CAS D'INSTINCTS " SIMPLES "

Les trois paragraphes précédents ont été consacrés à l'analyse d'activités instinctives complexes, où la part des tropismes et réactions analogues est réduite et s'exerce surtout au début du déroulement de ces activités. Pour employer les expressions de Lorenz et de Tinbergen, elle s'exerce lors des comportements d'appétence; dans le déroulement même des « behaviour patterns », le rôle des tropismes nous a paru très faible, sinon inexistant.

En est-il de même pour des instincts que nous pouvons appeler « simples » car ils se présentent principalement comme des comportements d'appétence, où les actes consommatoires sont très réduits, et qui se manifestent comme des *attractions* ou des *répulsions*, à tel point qu'on peut facilement les confondre avec les tropismes ou des pathies?

C'est encore une question fort délicate, à laquelle il est plus facile de répondre par des conjectures que par des certitudes.

Nous indiquerons parmi ces comportements : le choix de l'habitat, la détection des aliments, l'attraction des parasites par leurs hôtes, l'attraction des sexes, l'interattraction des animaux sociaux.

Le *choix de l'habitat* est certainement chez beaucoup d'animaux inférieurs déterminé par des tropismes ou des pathies. Ainsi, la répartition de la faune dans la zone néritique est conditionnée par une foule de facteurs du milieu, les uns ressortissant au *niveau* (principalement la pénétration des rayons solaires dans l'eau de mer, les rayons ultraviolets jouant un rôle primordial dans le comportement phototropique de nombreux animaux à sensibilité dermatoptique); les autres au *faciès* (nature du substrat, y compris la végétation sous-marine); les autres enfin au *mode* (agitation et composition de l'eau). Nous ne pouvons nous étendre sur cette question, aujourd'hui de mieux en mieux connue, et nous nous bornerons à remarquer qu'il en est pour l'habitat des animaux planktoniques ou sessiles de la zone néritique comme pour les migrations de plankton : en gros, ces répartitions s'expliquent par des tropismes et des pathies. Néanmoins E. S. Russel, (*op. cit.*) fait entrer dans sa notion de « normale écologique » d'une espèce donnée (« position dans laquelle l'espèce a le plus de chances de trouver sa nourriture normale et qui correspond le mieux à sa façon habituelle de prendre son repos lorsqu'elle a mangé ») beaucoup de *stimuli-signes :* signes du passage de la proie, signes de l'arrivée du prédateur, etc... Citant G. Bohn, il rappelle le cas de la Sangsue *Branchellion*, qui suce le sang de la Torpille, et qui réagit au moindre effet d'ombre en se dressant verticalement sur le fond, prête à se fixer sur le Poisson.

On peut en effet compter, au nombre des facteurs écologiques, la présence normale de la nourriture ou la possibilité de son passage.

D'autre part, H. Piéron a montré (1909), en étudiant le retour au gîte des Patelles, que ces Mollusques retrouvent exactement la place qu'ils occupaient sur leur rocher avant leur départ (pour aller brouter des Algues); chaque individu reconnaît son gîte, légèrement creusé dans le rocher. Il est probable que les Patelles se fixent en général à des rochers battus par les vagues par suite de tropismes; mais il est certain qu'ils reconnaissent leur gîte propre à certains signes tactiles — leur sensibilité tactile est très fine — et qu'il s'agit là de réactions perceptives.

Pour beaucoup d'animaux terrestres (Insectes par exemple), l'habitat dépend aussi en grande partie de tropismes. Rabaud rapporte, entre autres (*Instinct et Comportement*, I, p. 156) le fait du Criquet *Sphingonotrus coerulans* « qui vit presque exclusivement sur les sols gréseux; s'il dépasse la zone de grès, il y revient presque aussitôt. Les plantes qu'il mange sont celles qu'il trouverait ailleurs, dans le voisinage immédiat. Même là où le grès affleure, la végétation est clairsemée. Le Criquet pourtant se cantonne dans une aire assez étroite. A quelle influence obéit-il? Au niveau des zones de grès, la température est en général plus élevée qu'au niveau des zones voisines. Nul doute qu'il s'agisse d'un thermotropisme... »

Selon F. Doflein (1916), l'entonnoir de la larve du Fourmilion est toujours construit dans un endroit sableux et sec, sous des branches, protégé du vent, chauffé par le soleil. Sa position par rapport au soleil est telle que la lumière diffuse, passant par les branches, pénètre jusqu'au fond de l'entonnoir. L'animal s'enterre dans le sable, le dos tourné à la lumière. Toutes ces réactions, dit Doflein, sont des réflexes et des tropismes; et il tenta de le démontrer expérimentalement en étudiant séparément chaque tropisme du Fourmilion (en particulier son phototropisme positif, qui se réalise par une locomotion à reculons). Mais il n'est pas sûr que cette explication soit pleinement satisfaisante, car le choix de l'habitat, comme l'a observé Bierens de Haan (1924), se fait par « mouvements de recherche » ou d'exploration, qui ne cessent que lorsque le jeune Fourmilion a trouvé un endroit favorable, caractérisé par une pluralité de signes. D'ailleurs si les captures sont rares à cet endroit, il l'abandonne pour en chercher un autre où il creuse un nouvel entonnoir.

R. Chauvin (1947) a étudié expérimentalement le retour au gîte du Phasme (*Carausius morosus*). Cet insecte, d'activité nocturne, revient tous les matins au même endroit, sur le même perchoir et s'immobilise pendant le jour. Ni les yeux ni les antennes ne sont indispensables à la reconnaissance du gîte. Les stimuli qui guident *Carausius* sont : tactiles et géotactiques surtout (forme et inclinaison du perchoir); olfactifs et, pour une faible part, visuels. Chauvin remarque que ces diverses excitations sont organisées en un complexe et « gestaltisées » : « Le sujet ne retrouve pas son gîte sur n'importe quelle tige verticale, mais sur une tige permettant l'appui de tout le corps, imprégnée de l'odeur du *Carausius* et placée dans un certain environnement par rapport aux repères visuels. En un mot, le groupe de perceptions qui

permettent le homing est *organisé* et « *gestaltisé* ». Il ne peut s'agir d'un simple tropisme se déclenchant dès l'apparition d'une excitation simple : ici, l'*excitation est un objet* comme chez les Insectes supérieurs et les Vertébrés (Lorenz, Tinbergen) ». (pp. 288-289).

L'analyse du comportement de l'habitat chez les animaux supérieurs (choix, marquage, défense du territoire au besoin) montrerait évidemment que les tropismes n'y jouent qu'un rôle réduit. Certes, on peut admettre que tout animal supérieur recherche des conditions optimales d'existence; ce faisant, il réagit à la lumière, à la température, à l'agitation de l'eau ou de l'air, etc..., par des pathies, sinon par des tropismes; mais bien d'autres conditions s'y ajoutent qui ont valeur de signes et non d'agents et qui déterminent des perceptions et des réactions proprement instinctives (Voir H.Hediger, E. A. Armstrong, W. H. Burt, N. Tinbergen, F. Bourlière, etc...).

La *détection de l'aliment*, chez les animaux supérieurs en général (Insectes compris) est une combinaison de réactions perceptives fondées sur différents ordres sensoriels. Par exemple, la reconnaissance de l'Abeille domestique chassée par le Philanthe est d'abord visuelle, puis olfactive : « optischer Alarm, chemische Nachprüfung », dit Tinbergen (1935). Tout au long de cet acte de prédation alternent les réactions visuelles et les réactions olfactives. Les signes des deux ordres sont nécessaires pour caractériser l'Abeille domestique. Il s'agit de réactions perceptives évidemment, et non de tropismes.

Mais on a considéré comme « chimiotropisme » l'attraction des Insectes détritiphages ou saprophages par les corps en putréfaction et les excréments; celle aussi des Insectes phytophages qui vivent sur certains végétaux. Par exemple, les Mouches du genre *Dacus* (Howlett, 1915) qui ravagent les plantations fruitières tropicales; la Drosophile attirée par les grappes de raisin et les moûts en fermentation, etc... Il est bien difficile de se prononcer encore, dans chaque cas, sur le caractère tropistique ou perceptif de ces réactions. Bornons-nous à quelques remarques :

1° Toute attraction, même impérieuse, n'est pas forcément un tropisme, Pour qu'une réaction puisse être classée dans le groupe des tropismes, il faut qu'elle présente l'*ensemble* des caractères essentiels de cette catégorie. Une réaction qui obéit à une motivation certaine, comme c'est le cas de la plupart des réactions alimentaires, ne saurait être un tropisme, c'est une réaction perceptive ou instinctive.

2° V. G. Dethier (*Chemical attractants and repellents*, 1947) note que, bien souvent, les odeurs n'ont qu'une valeur de signe et « n'attirent pas par elles-mêmes »; il donne comme exemple les Abeilles qui sont attirées sur des plantes par l'odeur d'huiles essentielles que celles-ci dégagent, mais qui se nourrissent de nectar et non de ces huiles.

3° Les aspects cinétiques des attractions alimentaires dites chimiotropiques n'ont pas toujours l'allure de tropismes vrais. Certes la réponse de *Drosophila melanogaster* à l'odeur des poires (Ch. Flügge, 1934) ou à l'acide acétique (Reed, 1938) paraît être un tropisme : Flügge a montré (mais sur des bases un peu fragiles) l'existence d'une « osmocinèse » (croissance de l'intensité de l'attraction avec la concentration de la substance active); Reed a prouvé que l'attraction par l'acide acétique croît entre les concentrations 0,1 % et 0,5 % environ et décroît ensuite entre les concentrations 0,7 et 5 %. Il semble bien que l'on ait affaire ici à un véritable « comportement à maximum », au sens où nous prenons ce terme. Mais, pour le Charançon du coton, *Anthonomus grandis*, étudié par Filsom, 1931, qui est attiré par l'ammoniaque et la triméthylamine contenues dans le coton, il n'en va pas de même : l'attraction *diminue* en fonction de la concentration, depuis le seuil (1×10^{-6}) jusqu'à 1×10^{-1} environ. S'agit-il encore d'un tropisme?

Pour trancher de telles questions, à vrai dire, il faudrait que des études expérimentales complètes de divers chimiotropismes aient été faites, et ce n'est pas le cas. Il est probable que l'on englobe sous le nom de chimiotropismes des réactions de nature différente : qu'a de commun, par exemple, l'attraction des anthérozoïdes de Fougères par l'acide malique et les malates, découverte par W. Pfeffer (1888), et qui semble bien être un tropisme vrai, avec les réactions des Paramécies à de très nombreuses substances chimiques, étudiées par Jennings, et que cet auteur nous présente toutes (peut-être à tort) comme des « réactions d'évitement », c'est-à-dire comme de pseudo-tropismes? Est-il vrai que l'attraction d'une Planaire par un morceau de Lombric, observée par R. Pearl (1903), est un tropisme? J'ai mis cette question à l'étude à mon laboratoire, et une de mes collaboratrices, E. Schwartz (1953), a montré qu'il existe de vrais chimiotropismes chez *Planaria lugubris*, c'est-à-dire des « comportements à maximum » typiques, en réponse à l'action de substances purement minérales (NaCl, SO_4H_2, KOH), qui ne jouent aucun rôle dans l'alimentation des Planaires. Mais nous ne savons pas encore si le jus de viande provoque chez les Planaires un comportement analogue.

Toute activité alimentaire n'est d'ailleurs pas déclenchée par des stimuli chimiques. Minckiewicz (1931) a étudié, sous le nom de « kinétotropismes », des réactions de prédation dues à la perception d'objets en mouvement chez un certain nombre d'animaux (Insectes, Poissons, Batraciens). Or le seul fait que ces attractions varient, en fonction de l'intensité de la stimulation (grandeur et vitesse de l'objet mobile) de toute autre manière que les tropismes indique que nous n'avons pas à faire ici encore à des comportements de ce type, mais bien à des comportements perceptifs : avec des vitesses lentes ou de gros objets, on peut obtenir des réactions négatives; les réactions positives ne se montrent que si l'attrape présente des caractères voisins de ceux des proies habituelles de l'animal d'expérience. Ces caractères sont de véritables stimuli-signes.

Des remarques semblables peuvent être faites au sujet de l'*attraction sexuelle*. Peut-on parler de « chimiotropisme sexuel » dans le cas du Grand Paon de nuit qui est attiré par sa femelle à des kilomètres de distance (J. H. Fabre), ou dans celui d'*Arctias selene*, sensible au parfum de sa femelle à 11 kilomètres (Mell, 1922)? L'excitation à de telles distances ne peut être exercée que par quelques molécules de la substance spécifique. Bien que l'attraction sexuelle soit d'autant plus forte que la concentration de la substance active

est plus grande (Dethier), il est clair cependant qu'elle dépend surtout d'une motivation, puisqu'elle ne se produit qu'au temps de la maturité sexuelle, c'est-à-dire quand le besoin sexuel se fait sentir. D'autre part, le Papillon *Eumenis semele* est attiré par la vue des mouvements de sa femelle ; on peut le tromper avec des attrapes (Tinbergen *et al.*, 1942). Il ne s'agit pas d'un tropisme, mais de réactions perceptives.

Dans l'*attraction du parasite par son hote* les mêmes distinctions nous paraissent indispensables. Rabaud (1922) a montré qu'un Hyménoptère parasite, *Rielia manticida*, est très fortement attiré par les Mantes religieuses et se place souvent à l'aisselle des élytres. Il est attiré par les mouvements de la Mante et se place d'abord sur la face inférieure du thorax ou de l'abdomen. Mais, bientôt il est refoulé par les mouvements des pattes et, de proche en proche, arrive automatiquement sous les aisselles (et aussi en d'autres endroits du corps, d'où il ne peut être délogé : valves anales, plaques sous-génitales, etc...). Il s'agit sans doute d'un tropisme, d'un « cinétropisme », au sens de Brumpt. De même, nous avons étudié le cas de *Brachionus rubens*, Rotifère phorétique qui parasite les Daphnies, les Copépodes, les Gammares, etc... Nous avons établi qu'il est attiré par ses hôtes à cause d'un tropisme particulier, l'*oscillorhéotropisme*, ou tropisme provoqué par des courants d'eau oscillants. En effet, les Crustacés parasités se déplacent habituellement par bonds dans l'eau, et ces bonds créent autour de leur corps des courants d'eau changeant périodiquement de sens. Une attrape métallique, mue par saccades, est également « parasitée », et les *Brachionus rubens*, dans de l'eau parcourue par des courants oscillants, se fixent aussitôt sur le fond ou les parois des récipients ; ainsi fixés, ils oscillent avec les courants. L'attraction croît à partir d'une fréquence et d'une amplitude liminaires des oscillations jusqu'à un maximum (100 par minute, 1,25 mm) et décroît au-delà. Aucune motivation susceptible de disparaître par répétition continue des excitations ne semble se manifester. Nous pouvons donc conclure à un tropisme vrai.

Mais peut-on en dire autant du parasitisme des Punaises hémophages étudiées par P. Nicolle (1942)? D'après cet auteur, ces animaux parasites doivent être à jeun (sauf près des mues, pendant lesquelles ils ne se nourrissent plus), ce qui montre nettement le rôle de la motivation. Leur attraction se fait principalement par l'odorat (effet des odeurs du sébum et du cérumen sur les Punaises des lits), et aussi par le sens thermique (maximum d'attraction à 45° C). Le sens de l'humidité n'a qu'un rôle inhibiteur : l'excès d'humidité empêche la réaction. On sait aussi (R. Totze, 1933) que les Tiques (*Ixodes ricinus*) se précipitent sur tout ce qui sent l'acide butyrique et qui est à une température voisine de celle de leurs hôtes habituels? Toutes ces réactions sont déclenchées par une multiplicité de signes. Ce sont plutôt des réactions perceptives que des tropismes.

L'*interattraction*, phénomène social fondamental selon E. Rabaud, est certainement due dans certains cas à des tropismes. Les rassemblements d'Ophiures, observés par W. C. Allee (1927) sont causés seulement par un

thigmotropisme commun. Les rassemblements de Blattes (*Blatella germanica*), étudiés par A. Ledoux (1945) se résolvent à l'analyse en tropismes : chimiotropismes pour l'odeur qu'elles émettent (excréments), hygrotropisme positif pour l'humidité qu'elles entretiennent, thigmotropisme pour leur corps. C'est le chimiotropisme qui est le facteur le plus important de cette interattraction. La chaîne formée par les Chenilles des processionnaires du pin est peut-être aussi l'effet d'un tropisme : J. H. Fabre a observé (*Souv. entomol.*, VI, p. 321 et *sq.*) une procession en circuit fermé sur les bords d'un vase de 1,35 mètres de tour ; en sept jours, les Chenilles firent trois cent trente-cinq fois le tour du vase, donc presque un demi-kilomètre ! Cette attraction impérieuse est peut-être sans motivation.

Mais il est certain que tous les faits d'interattraction ne sont pas de cet ordre. La reconnaissance des concitoyens au sein des sociétés de Fourmis et d'Abeilles est une réaction perceptive fondée sur des signes multiples, principalement olfactifs, d'après toutes les descriptions qui en ont été données. La perception visuelle joue un grand rôle dans la formation des bandes de Poissons (Maquereaux, Bars, etc...). Peut-être faut-il admettre avec Wheeler une motivation spéciale aux animaux sociaux, l'*appétition sociale*, qui a les aspects d'un besoin et qui commande chez beaucoup d'animaux supérieurs l'interattraction (Voir sur ces points : les articles de Grassé, Le Masne, etc..., dans : *Structure et Physiologie des Sociétés Animales*, 1950). D'autre part, la notion de *social releaser* de Tinbergen, montre nettement le rôle de stimuli-signes et de leurs combinaisons dans la reconnaissance de partenaires sexuels et de congénères. Nous ne pouvons insister davantage et renvoyons aux ouvrages de cet auteur.

Pour conclure au sujet des comportements instinctifs « simples » qui se manifestent comme des attractions ou des répulsions, nous dirons qu'ils sont constitués surtout chez les animaux inférieurs par des tropismes et des pathies, mais que chez les animaux supérieurs, Insectes et Vertébrés, ils sont provoqués par des réactions perceptives à des signes multiples (gestaltisés souvent) et obéissent probablement à des motivations. Toutefois ces considérations ne valent qu'en gros. Dans le détail des faits, il est souvent très difficile de dire ce qui revient aux tropismes ou aux pathies et ce qui revient à des réactions perceptives. Ceci est vrai surtout pour les réponses à des stimuli chimiques. Nos connaissances expérimentales sur les chimiotropismes d'une part, sur les réactions perceptives d'ordre osmique d'autre part, sont encore insuffisantes pour que de telles questions puissent être tranchées dans bien des cas.

V. — *CONCLUSIONS GÉNÉRALES*

Beaucoup de zoologistes et de zoopsychologues, s'inspirant des idées de Loeb et s'opposant aux théories « métaphysiques » de l'instinct, ont cherché à montrer que ces comportements se résolvent à l'analyse en une série de réflexes et de tropismes ou réactions analogues, déclenchés successivement par des excitations externes. L'instinct n'est qu'une apparence; en fait, il n'est rien.

Cette attitude pouvait être soutenue tant que l'analyse expérimentale des tropismes et celle des instincts n'avaient pas été poussées assez à fond. Aujourd'hui il n'en est plus tout à fait ainsi. Tropismes et pathies ont été analysés dans de nombreux travaux; les mécanismes que Loeb invoquait pour les expliquer ont été finalement considérés comme d'importance secondaire; mais il reste qu'il existe des tropismes vrais, échappant à la loi de l'optimum. Nous croyons avoir établi fermement de telles distinctions. D'autre part, l'analyse expérimentale des instincts a été reprise, avec la maîtrise que l'on sait, par l'école de Lorenz et de Tinbergen. Leurs travaux ont renouvelé la question; ils nous ont montré qu'il y a des instincts véritables, en ce sens qu'il existe des comportements spécifiques endogènes dont les stimuli externes ne sont, en somme, que des causes occasionnelles. Les résultats de leurs analyses nous ramènent aux idées de Fabre, mais non toutefois aux opinions naïvement finalistes de cet auteur.

A la lueur de ces travaux récents, il nous apparaît que : non seulement les comportements instinctifs sont irréductibles, dans leur totalité aux réflexes et aux tropismes, mais encore qu'il y a une sorte d'opposition entre instincts et tropismes quant à leurs caractères essentiels et aux conditions de leur manifestation : les instincts sont sous la dépendance de motivations, les tropismes non; les instincts sont déclenchés par des réactions perceptives à des signes ou à des objets, les tropismes sont déclenchés et entretenus par des agents physiques ou chimiques; les instincts sont des comportements endogènes faits de schèmes moteurs innés répondant à des schèmes perceptifs spécifiques, les tropismes et les pathies sont des comportements exogènes faits de réactions générales d'orientation et de locomotion en réponse à des excitations non spécifiques.

Cependant, les tropismes et les pathies peuvent jouer un rôle dans le déroulement des comportements instinctifs. Ce rôle se présente sous trois aspects : *incitateur, directeur, inhibiteur.* Incitateur, en ce sens que les tropismes et les pathies peuvent donner le branle à un comportement instinctif (halotropisme des Anguilles à maturité sexuelle, thermotropisme dans l'essaimage des Termites, etc...). Directeur en ce sens que les tropismes et les pathies donnent parfois une orientation à des réactions instinctives (phototropisme et géotropisme dans la construction de la toile des Araignées, gradients de salinité indiquant aux Anguilles la direction de la mer, etc...). Inhibiteur, en ce sens qu'un tropisme ou une pathie peut empêcher ou contrarier le développement d'un instinct (cas des phototropisme et géotropisme lorsque le cadre expérimental sur lequel les Araignées doivent tisser leur toile n'est pas convenablement orienté, inhibition de l'essaimage des Termites par des conditions extérieures défavorables, etc...). Mais, quel que soit le rôle des tropismes ou des pathies dans le déroulement des comportements instinctifs, il est clair qu'*il se manifeste surtout au début de ces comportements*, principalement à cette phase que Lorenz et Tinbergen ont appelée comportement d'appétence. Les actes consommatoires, qui, aux yeux de Lorenz, forment l'essentiel des instincts, leur échappent à peu près totalement. C'est ce qu'écrivait déjà Rose en 1929, dans le texte que nous avons cité plus haut.

On comprend alors que, dans les comportements où la phase consommatoire est très réduite (instincts « simples »), les tropismes et les pathies aient une part plus importante. Cette part semble dépendre : 1° Du niveau psychique de l'animal, les animaux inférieurs étant plus sujets à des tropismes que les animaux supérieurs; 2° De l'ordre sensoriel auquel appartiennent les stimuli-déclencheurs : si, par exemple, la proie est détectée visuellement, il ne s'agit sûrement pas d'un tropisme; mais si l'aliment est détecté chimiquement, il peut se faire que l'on ait affaire à un tropisme vrai. La distinction des chimiotropismes et des réactions perceptives d'ordre osmique est très délicate, au moins dans l'état actuel de nos connaissances; peut-être le tropisme et la réaction perceptive se manifestent-ils chez le même animal suivant les conditions de l'expérience.

Pour conclure, nous pensons pouvoir reprendre une phrase que nous avons écrite dans un de nos récents ouvrages : « Nous pourrions multiplier les exemples, dans tous nous verrions que les instincts, dans la mesure où ils se distinguent des tropismes, sont des comportements à déterminisme interne prédominant et qui comprennent des réactions perceptives à des situations et à des objets » (*Les Tropismes*, 1951, p. 123). Et nous ajouterons qu'il entre beaucoup moins de tropismes et de pathies dans les comportements instinctifs qu'on ne l'a longtemps supposé.

BIBLIOGRAPHIE

1909. Bohn (G.). — *La naissance de l'intelligence.* Paris. — 1921. *La forme et le mouvement.* Paris.

1936. Brumpt (E.). — *Précis de Parasitologie.* 2e éd. Paris, 1936.

1947. Chauvin (R.). — Le retour au gîte (homing) chez *Carausius morosus. Journ. de Psychol.*, vol. 40, p. 231-292.

1947. Dethier (V. G.). — *Chemical Insects attractants and repellents.* Philadelphie-Toronto.

1916. Dolfein (F.). — Der Ameisenlowe. Eine biologische tierpsychologische und reflexbiologische Untersuchung. Iéna.

1925. FABRE (J. H.). — *Souvenirs entomologiques*. Ed. définitive. Paris.
1946. FONTAINE (M.). — Vues actuelles sur les migrations des Poissons. *Experientia*, vol. 2, p. 233-237.
1948. FONTAINE (M.) ET CALLAMAND (O.). — Nouvelles recherches sur le déterminisme physiologique de l'avalaison des Poissons migrateurs amphibiotiques. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, vol. 20, p. 317-320.
1950. FONTAINE (M.) et KOCH (H.). — Les variations d'euryhalinité et d'osmorégulation chez les Poissons. Leur rapport possible avec le déterminisme des migrations. *Journ. de Physiol.*, vol. 42, p. 287-318.
1940. FRAENKEL (G. S.) et GUNN (D. L.). — *Orientation in animals*. Oxford.
1942. GRASSÉ (P. P.). — L'essaimage des Termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif. *Bull. Biol.*, vol. 76, p. 347-382.
1950. GRASSÉ (P. P.). — *Structure et physiologie des Sociétés animales*. Paris. *Colloque international*.
1906. JENNINGS (H. S.). — *Behavior of the lower organisms*. New-York.
1948. KOCH (H.) et HEUTS (M. J.). — Régulation osmotique, cycle sexuel et migration de reproduction chez les Epinoches. *Arch. intern. Physiol.*, vol. 53, p. 253-266.
1951. KÖNIG (M.). — Beitrage zur Kenntnis des Netzbaus Orbiteler Spinnen. *Zeitschr. f. Tierpschol.*, vol. 8, p. 462-492.
1952. KRAMER (G.). — Die Dressur von Brieftauben auf Kompassrichtung im Wahlkäfig. *Zeitschr. f. Tierpsychol.*, vol. 9, p. 245-252.
1919. KÜHN (A.). — *Die Orientierung der Tiere im Raum*. Iéna.
1949. LE DANOIS (E.). — *Vie et mœurs des Poissons*. Paris.
1945. LEDOUX (A.). — Etude expérimentale du grégarisme et de l'interattraction sociale chez les Blattides. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, vol. 7, p. 75-103.
1900. LOEB (J.). — Die Bedeutung der Tropismen fur die Psychologie. *VI*e *Congrès international de Psychologie*, Genève.
1949. LORENZ (K.). — The comparative method in studying innate behaviour patterns. *In: Symposium of the Soc. of exp. Biol.*, Cambridge.
1952. MAYER (G.). — Untersuchungen über Herstellung und Struktur des Radnetzes von *Aranea diadema* und *Zilla-x-notata* mit besonderer Berücksichtigung des Unterschiedes von Jugend-und Altersnetzen. *Zeitschr. f. Tierpsychol.*, vol. 9, p. 337-361.
1942. NICOLLE (P.). — A propos de l'adaptation à l'hémophagie chez les Insectes et plus spécialement chez les Réduvidés. *Biol. Méd.*, vol. 32, p. 144-189.
1948. PETERS (H. M.). — *Grundfragen der Tierpsychologie*. Stuttgart.
1949. PETERS (H. M.) et WITT (P. N.). — Die Wirkung von Substanzen auf den Netzbau der Spinnen. *Experientia*, vol. 5, p. 161-162.
1952. PRECHT (H.). — Ueber das angeborene Verhalten von Tieren. Versuche an Springspinnen (Salticidae). *Zeitschr. f. Tierpsychol.*, vol. 9. p. 207-230.
1949. RABAUD)E.). — *L'instinct et le comportement animal*. Paris, 2 vol.
1929. ROSE (M.). — *La question des tropismes*. Paris.
1942. ROULE (L.). — *Biologie des Poissons*, Paris.
1949. RUSSEL (E. S.). — *Le comportement des animaux*. Trad. fr., Paris.
1929-30. SCHEURING (L.). — Die Wanderungen der Fische. *Ergebn. der Biol.*, vol. 5, 405-691 et vol. 65-304, Berlin.
1932. SCHMIDT (J.). — Vingt-cinq années de recherches danoises sur l'Anguille, 1905-30. *Publ. Fondation Carlsberg*.
1942 .TILQUIN (A.). — *La toile géométrique des Araignées*. Paris.
1951. TINGERGEN (N.). — *The study of instincts*. Oxford.
1933. TOTZE (R.). — Beitrage zur Sinnesphysiologie der Zecken. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, vol. 19, p. 110-161.
1938 *a*. VIAUD (G.). — *Recherches expérimentales sur le phototropisme des Daphnies*, Strasbourg-Paris. — 1938 *b*. *Le phototropisme animal*. Strasbourg-Paris. — 1947. Recherches expérimentales sur les tropismes des Rotifères. L'oscillorhéotropisme de *Brachionus rubens* Ehrenberg, cause de la fixation de ce Rotifère phorétique sur les Daphnies et autres Crustacés d'eau douce. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, vol. 9, p. 39-62. — 1951. *Les Tropismes*. Paris. — 1953. Problèmes psychophysiologiques posés par les migrations animales. *Journ. de Psychoi.*, vol. 46, p. 12-48. — 1954. Conception nouvelle du galvanotropisme animal. Expériences sur les Planaires. *Experientia*, vol. 10, p. 233-242.
1926. WACHS (H.). — Die Wanderungen der Vögel. *Ergebn. der Biol.*, vol. 1, p. 479-637
1927. WIEHLE (H.). — Beitrage zur Kenntnis des Radnetzbaues der Epeiriden, Tetragnathiden und Uloboriden. *Zeitschr. f. Morphol. und Oekol. der Tiere*, vol. 8, p. 468-535. — 1931. Neue Beitrage zur Kenntnis des Fanggewebes der Spinnen aus den Familien *Argiopidae, Uloboridae* und *Theridiidae*. *Zeitschr. f. Morphol. und Oekel.* der *Tiere*, vol. 22, p. 349-400.
1952. WITT (P. N.). — Ein einfaches Prinzip zur Deutung einiger Proportionen im Spinnennetz. *Behaviour*, vol. 4, p. 172-189.
1951. WOLFF (D,) et HEMPEL (U.). — Versuche uber die Beeinflussung des Netzbaues von *Zilla-x-notata* durch Pervitin, Scopolamin und Strychnin. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, vol. 33, p. 97-528.

DISCUSSION

H. PIÉRON. — M. Viaud a très utilement distingué diverses modalités du comportement conditionné par le siège spatial d'une stimulation, et désigné sous le terme vague de tropisme. La notion d'un tropisme vrai, soumis à la loi du maximum, se montre précise. Mais, en dehors du phototropisme vrai lié à une source lumineuse, je pense qu'il y a aussi, en éclairement diffus, pour la plupart des espèces, un preferendum, et par conséquent un comportement répondant à la loi de l'optimum. Pour ce qui est du rôle de la polarisation, bien établi dans le cas du galvantropisme, il me paraît plus douteux pour le phototropisme.

L'action cinétique est d'autre part dissociable du tropisme, et se manifeste sous l'action d'un éclairement diffus. D'une manière générale deux notions s'imposent : celle de l'homéostasie qui, à côté de la régulation interne implique une recherche de conditions stables et favorables du milieu (loi de l'optimum), et celle du repérage spatial, essentiel pour le homing, et répondant à l'utilisation du stimulus-signe (ménotactisme, ménotaxie, etc.), qui vaut la distinction très juste de M. Viaud, dont je tiens à le féliciter.

G. VIAUD. — Je remercie beaucoup M. le Professeur Piéron pour les aimables paroles qu'il vient de prononcer. Je suis d'ailleurs d'accord avec lui sur tous les points de son intervention. Trois de ces points retiennent particulièrement mon attention : 1° l'existence d'un photopreferendum en lumière diffuse; il est, en effet, vraisemblable que, si la lumière diffuse est favorable aux réactions perceptives, celles-ci se produisent dans les meilleures conditions possibles quand l'éclairement est optimal; mais l'absence d'un photopreferendum me paraît être un caractère très net des réactions phototropiques. 2° La relation entre les notions de preferendum en général et d'homéostasie s'impose; sur ce point je pense pouvoir ajouter que l'on peut distinguer deux ordres de

fonctions sensorielles : les fonctions sensorielles qui ont un rapport direct avec l'homéostasie, et qui sont à la source de « comportements à preferendum », comme les sens thermiques, le sens de l'humide; et les fonctions sensorielles qui sont sans rapport direct avec l'homéostasie, comme la photoréception. Cette distinction serait sans doute à approfondir. 3° Dans le repérage spatial de l'orientation, se mêlent à des degrés divers, selon les circonstances, les réactions perceptives et les tropismes. Le cas du homing de la Patelle est très significatif à cet égard.

K. LORENZ. — Ich stimme Herrn Professor Viaud völlig darin bei, dass der Tropismuss elbst in dem am meisten simplistischen Sinne Jacques Loeb's in sehr viel höher integrierten Verhältnisweisen als wesentliches Element enthalten sein kann. Dem Zitat von Rosen, das Herr Professor Viaud gebracht hat, möchte ich einen Ausspruch Wallace Craig's zur Seite stellen, der von der Instinkt-bewegung sagt, sie könne in der Phase des Appetenzverhaltens sehr wohl integriert und in engster Wechselwirkung mit plastischem Verhalten auftreten, *das Ende* der Verhaltenskette, der « Consummatory act » jedochsei immer *reine* Instinktbewegung.

Weiter möchte ich noch fragen, ob die Unterscheidung zwischen « Stimuli agents » und « Stimuli signes » nicht nur von dem jeweiligen Stand der Analyse abhängig sei. Wurden nicht bei völliger Einsicht in ihre Wirkungsweisen alle Schlüsselreize zu Stimuli agents?

G. VIAUD. — Je suis heureux de l'accord général que donne M. le Professeur Lorenz aux résultats de mes analyses. M. Lorenz me demande des précisions sur la distinction que je fais entre *stimuli-agents* et *stimuli-signes*. A mon avis, un stimulus-agent est caractérisé d'une part par sa *non-spécificité*, de l'autre par le fait qu'il agit sur l'organisme surtout par l'*intensité* de l'excitation qu'il y cause et qui y détermine des mouvements. Ainsi, la lumière est un agent qui provoque des réactions motrices (photocinèse, phototropisme) chez les animaux les plus divers, et ces réactions varient en intensité avec l'intensité de la stimulation photique. Une telle stimulation semble n'entraîner aucune représentation. Au contraire, un stimulus-signe agit par sa *qualité* plus que par son intensité et présente des caractères *spécifiques* très nets : tel objet visuellement perçu est reconnu à ses qualités et il est un signe, pour l'animal qui le perçoit comme tel, de la possibilité d'une attaque ou de la satisfaction d'un besoin. Il provoque donc une représentation et c'est à cette représentation en somme que l'animal réagit. Une ombre portée est déjà un stimulus-signe. Le psychologue, qui se préoccupe de définir les divers ordres de réactions et d'analyser leur déterminisme, doit faire de telles distinctions : aux stimuli-agents sont liés des tropismes et des réactions analogues, aux stimuli-signes des réactions perceptives.

K. LORENZ. — Ich glaube verstanden zu haben, worin der begriffliche Unterschied besteht. Dennoch möchte ich zu bedenken geben, dass der Stimulus signe auf dem Wege einer Auslöse-Kausalität, ähnlich wie alle Relais-Mechanismen das tuen, eine qualitatif vorbestimmte Antwort des Organismus in Gang setz. Ein solches Relais stellt sowohl der angeborene Auslösemechanismus, als auch die durch Lernen erworbene « Kenntnis » einer bedingten Reizsituation dar.

G. VIAUD. — Je suis tout-à-fait de l'opinion de M. Lorenz quand il dit que J. Loeb fut un grand pionnier, à qui l'on doit d'avoir montré l'existence indubitable de réactions à des agents physiques qui sont des impulsions aveugles, des « mouvements forcés ». L'élaboration de la notion générale de tropismes est une grande découverte; quant à l'explication donnée par Loeb de ces réactions, elle est fausse en grande partie; mais les faits découverts subsistent. Quant aux remarques de M. Lorenz sur les mécanismes à déclenchement et les stimuli-signes, je les accepte pleinement.

O. KOEHLER. — « Tropismus » erinnert zu stark an Loebs Ausgangsbegriff und ist deshalb mit Zwangscharakter für Alles (Zielwahl usw. eingeschlossen) und mit unerträglich simplistischem Despotismus belastet.

Da Botaniker Wächstums-Krümmungen Tropismen nennen, schien uns das Wort Taxis besser. Alle Begriffe sind historisch zu verwenden.

Kühn's Schema

Phobo

Topo { Tropo / Meno / Telo }

ist noch heute brauchbar, wenn man Lorenz' (vereinfachung?) auf die « Taxiskomponente » annimmt. Dann aber wird etwas wie Kühns Mnemotaxis, die er selbst in seine einfachen Taxien nicht aufnahm, eine derart komplexe Verschränkung aus hunderten von Lokomotionen, jede mit X Taxien im engeren Sinne (Steuernden Wandungen) verschränkt, dass die praktische Anwendbarkeit leidet.

Aber auch gegen die so verengte Taxis wendet Lehrman ein, man kenne den Mechanismus neurophysiologisch nicht. Das stimmt, gilt aber von tausenden anderen Begriffen auch, die wir brauchen (Lernen). Das schadet also nicht.

Andererseits sagt von Holst : Die Gleichgewichtsstellung von Pterophyllum zwischen Licht- und Schwere-Reiz kommt dadurch zustande dass der Utriculus-Statolith telotaktisch, und die beiden Hälften des Gleichgewichts-Zentrums tropotonisch arbeiten. Für die ganze Einstellung ist kein Name mehr verfügbar. Alle diese Begriffe gingen zu weit und sind nur noch historisch brauchbar, unter Nennung des Autors, so wie er es verstand. Wenn die Neurophysiologie weiter fortgeschritten ist, können wir vielleicht weiter reden. Aber der Taxis-Begriff wird immer schwerer verwendbar.

G. VIAUD. — J'admets très volontiers avec M. Koehler que des distinctions peuvent être faites parmi les réactions appelées communément tro-

pismes ou taxies. C'est d'ailleurs ce que j'ai essayé de faire moi-même. Cependant, l'un des grands mérites de Lœb a été de constituer la notion générale de tropismes, notion qui correspond parfaitement à un groupe défini et caractérisé de réactions que nous pouvons aujourd'hui opposer aux comportements instinctifs.

J. HALDANE. — One can supplement the results obtained with *Daphnia* with SPURWAY and mine on accent for air in *Triturus*. This is a precee of instinc tive behaviour terminating in the consumnatory art of filling the lungs. A newt under water becomes negatively geotropic when the concentration of oxygen in its tissues fulls, or when its lungs are deflated. It ascends te the air surface and fills its lungs. Paradoxically the easrest noxy to maken newt negatively geotropic is not to remove oxygen from the water but to substitute nitrogen for the air phase. Air brenthing becomes much more frequent, though it is in fact harmful to the animal. Of course the condition in which water contains more oxygen then the air above it rarely occurs in nature. But this simple experiment shows that the finalestic formulation « The newt seeks oxygen » is very unsatisfactory.

G. VIAUD. — Il n'y a, à mon avis, rien de commun entre la montée à la surface de l'eau du Triton, pour satisfaire un besoin d'air et le géotropisme ascensionnel. Les Paramécies, dans leur tube de culture, montent vers la surface du milieu aquatique, non pour trouver de l'air, mais simplement parce qu'elles sont soumises à un tropisme. Si on couvre la surface de l'eau avec une couche d'huile de paraffine, elles continuent néanmoins à se cantonner vers la limite supérieure de l'eau. D'autre part, M. Koehler a montré depuis longtemps (1922) que le géotropisme ascensionnel des Paramécies est considérablement augmenté si on fait barboter du CO_2 dans leur eau. C'est un phénomène de sensibilisation comme on en connait beaucoup dans le domaine des tropismes. Avant l'adjonction de CO_2, les Paramécies allaient un peu partout, changeant à chaque instant de direction, mais finissaient par se rassembler au haut du tube, comme si un vecteur constant parmi beaucoup de variables, agissait sur la direction de leur nage. Après l'adjonction de CO_2, les Paramécies vont toutes parallèlement vers le haut. Cependant rien n'indique qu'un besoin d'air les fasse ainsi monter : il y a autant de CO_2, à peu près, à tous les niveaux dans le tube. La recherche de l'air ou de l'oxygène est donc une réaction tout à fait différente du géotropisme. Néanmoins, dans certains cas, la distinction est pratiquement difficile à faire. Par exemple, dans l'expérience bien connue de M. Piéron portant sur les mouvements ascensionnels des Limaces, lesquelles manifestement, quand elles sont dans l'eau, utilisent un plan faiblement incliné pour sortir à l'air libre; les mêmes Limaces dans l'air présentent du géotropisme véritable (Crozier et *alii*).

D. LERHMAN. — Il n'est pas, naturellement, finaliste, de décrire des rapports entre des stimuli et des réactions. Mais je me demande si la conception de « innate mechanisme » a ce simple caractère. On a l'impression en lisant les listes des « mécanismes décrits » comme tels par Lorenz ou par Tinbergen, que ces auteurs veulent dire que tous ces rapports ont la même base physiologique ou des bases physiologiques qui sont qualitativement identiques et ne diffèrent que par les clefs correspondant à des serrures du même type.

On pense, par exemple, au «fanning» de *Gasterosteus aculeatus* qui est stimulé par CO_2 mais seulement quand celui-ci est entré dans le sang. Dans ce cas, nous pensons aux autres exemples de changement de niveau d'activité nerveuse par action du CO_2 par exemple, dans la respiration. Le cas de la réaction de l'Abeille aux formes des fleurs semble être un cas spécial de la réaction de ces animaux à la fréquence d'oscillation de la lumière. La tendance des éthologistes de placer ces deux cas parmi les « innate releasing mechanisms » a l'air d'être un peu schématique. Je me demande aussi si cette confusion encourage des recherches dans la voie de la physiologie de ces comportements.

G. VIAUD. — Je pense, avec M. Lehrman, que très souvent, les stimuli-signes caractérisent des situations plus ou moins complexes.

H. PIÉRON. — Un critère décisif de la validité d'un tropisme loebien peut être donné par la possibilité ou l'impossibilité d'une modification par conditionnement. Quand la Blatte va vers la lumière à la suite d'un dressage, on peut dire que son comportement n'est pas un tropisme au sens strict suivant les distinctions de M. Viaud.

G. VIAUD. — Un tropisme vrai, demande M. Piéron, peut-il être modifié par voie de conditionnement? Je ne connais que des cas très rares d'expériences instituées pour répondre à cette question. Par exemple, l'expérience ancienne de Blees qui « dressa » des Daphnies à faire un détour pour aller vers une source de lumière. Mais que signifie exactement cette expérience? Est-elle vraiment probante, on peut en douter.

O. KOEHLER. — Ich glaube nicht dass Taxien durch Lernakte verandert werden. Ziel, Begleifaktoren ja, aber nicht der Mechanismus.

Der Mechanismus, neurophysiologisch, ist unbekannt, der des Lernens auch. Aber dass er bei mir und einem Affen der selbe ist, das weiss ich trotzdem. Biologen mussen wissen Homologien und (vezgenzen) auseinander zu halten.

P.P. GRASSÉ — Dans deux cas, les tropismes sont modifiés en fonction de la situation :

1° En présence de la reine et du roi, les Termites ouvriers et soldats exposés à la lumière ne manifestent plus de phototropisme négatif et demeurent auprès des sexués.

2° Au cours de la migration ou exode qui précède la sociotomie, les ouvriers et la reine qui, dans les circonstances normales, manifestent un phototropisme

négatif, n'ont aucune répugnance à se déplacer en plein air et en pleine lumière, et enfin, les imagos qui, normalement, chaque fois qu'ils sortent de leur nid se montrent très phototropiques positifs (tropotaxie vraie) au cours de l'exode, ne manifestent *aucune attraction* particulière à l'égard de la lumière et ne s'envolent pas.

Dans ces cas, il ne peut s'agir évidemment d'apprentissage mais bien plutôt d'une inhibition des tropismes fondamentaux par une situation stimulante particulière.

G. VIAUD. — Les faits cités par M. le Professeur Grassé montrent, à proprement parler, non pas que les tropismes des Termites puissent être conditionnés, mais qu'ils peuvent être inhibés par des excitations de nature diverse.

O. KOEHLER. — Um Stimmungen, der Mechanismus bleiht der Gleiche.

T.C. SCHNEIRLA. — There are three comments I should like to make in connection with Prof. Koehler's remarks. First, the visual reflexes have been conditioned in various experiments, — the pupillary response to sound by Hudgins, wink reflex by Shipley, and so on Menzies conditioned vasomotor responses; others, various other visceral responses. It seems that with the proper technique, almost any organic response can be conditioned. There are, of course, differences in their susceptibility to such new control, evidently epanding upon nerve connections. And there are individual differences.

The second point extends this idea to a phyletic comparison of capacity to profit by training. The earthworn, for example, typically pulls back strengly from a source of intense light and on the worm level, although conditioning has been demonstrated by Copeland and others, it is doubtful that such fixed, stereotyped responses can be changed much if at all through conditioning. The learning capacity on this level is not sufficient to overcome such basic responses grounded in the organic constitution of the animal. In higher phyla, with better learning capacity, the changing of comparable responses through training would be relatively more successful. In each animal however, on the indicated basis, some responses would be changed more readily than others. In each case we must consider the relative weights of capacities to learn against basic response tendencies, as a comparative matter, to understand the possibility of modifying various items in the behavior repertoire of the species.

My third remark concerns the nature of « training ». Whether anything has been learned from experience, or what has been learned, is sometimes difficult to determine. Years ago, in one of the so called « co-twin control » experiments at Yale University, one twin of an identical pair was given regular systematic « training » in stair-climbing for a tew weeks beginning at 46 months, the other twin no such guidance. But at the end of this period the twin which had received no formal training had a noticeable degree of success in climbing stairs at the first test. Can we be sure in such cases that additional « maturation » is not supplemented (or *implemented*) in some unidentified helpful experiences in the meantime (e. g., pulling up to chairs), which prepares the infant in a way somewhat equivalent to the formal training received by the other twin? Experience may be subite in its contributions. —Without controls, we cannot say.

G. VIAUD. — Il est bien difficile de dire, sans avoir fait d'expériences précises, si des réponses automatiques ont pour origine, ou au moins pour composantes des apprentissages. Je ne pense pas en tout cas que dans les réactions tropistiques on puisse parler d'apprentissage.

III

THE OBJECTIVISTIC THEORY OF INSTINCT

par
le Professeur Dr. K. Lorenz
(Institut Max Planck, Buldern)

I have been invited, by M. le professeur Grassé, to talk about ethological theory. Lately, papers by Prof. Hebb, Dr. Lehrman and Dr. Kennedy have appeared, which attack our theories rather severely. Though these papers are, in several respects, very helpful and revealing, their merit lies more in showing what facts we seem not to have sufficiently emphasized and in pointing out some faults in our reasoning than in actually suggesting improvements on our hypotheses. The critique of any hypothesis consists, throughout inductive science, in offering an alternative explanation for the same facts as underlie the criticised hypothesis. Such an attempt is justified, even if the new hypothesis is neither simpler nor better than the old one: the mere existence of an alternative explanation, hitherto unsuspected, is of importance. The attempt is more highly justified if it offers, for the same facts, an explanation which is more economical of thought. Lastly, the supreme, and, in inductive science, most usual justification for the critique of a hypothesis is that the critic, working in the same field himself, has found some new facts that will not fit with the old hypothesis. He then will have to evolve a new one that is able to cope with both the new *and* the old facts.

Now I hope you will pardon my stating baldly that none of the three criticisms I have mentioned is of this kind. Quite on the contrary, all of them are not only guilty of supression of facts, but of supression of the most important facts underlying our theories. Of course, I do not dream of accusing any of our critics of consciously or even unconsciously, in a psycho-analytical way, supressing facts. It must be assumed that we have not stated them clearly enough in our writings. For the very reason that these facts are so fundamental, and so much a matter of course to ourselves, we seem to have failed to « get them over » — if I may be pardoned this idiomatic term. Semantic difficulties may also have contributed to this failure. I feel very deeply that I should make the utmost of the present opportunity to expound

those fundaments of ethological theory which, although they incontestably are observational facts, are still flatly ignored by our critics. The value of these facts is not subject to any doubt while that of our hypothetical interpretations certainly is. It is therefore my plain duty to get these facts generally accepted before I go into details concerning modern ethological theory.

At the beginning of this century two zoologists, Whitman and Heinroth, have hit upon a new phenomenon. They investigated each a group of animals, Whitman Pigeons, Heinroth Anatidae, with a view of getting their taxonomy in every detail. Now, for comparative studies, the taxonomists cannot get enough comparable characters. In tabulating taxonomic interrelations within groups you cannot have enough characters to compare because the value of each character depends on all others. And in this search for further characters, Whitman and Heinroth, independently from each other. — Whitman about ten years earlier than Heinroth — discovered the fact that behaviour patterns could be used as taxonomic characters, as characters that are not only characteristic of a species, but often of a genus, an order or even of one of the largest taxonomical group categories. The classical example of such a behaviour pattern is the drinking movement of Columbidae. Pigeons and Sand Grouse (Pteroclidae) have been put as two sub-orders into the one order of Columbidae by naturalists who were guided by morphology alone and not interested in behaviour. This classification finds a convincing support in the movement in question, which characterizes the group better than any single morphological detail. When you read the zoological diagnosis of Columbidae in any modern textbook, it is quite a paragraph and yet not an absolutely satisfying definition of the group. But if you say they drink water by sucking it up with a peculiar peristaltic movement of the oesophagus you have fully characterized the order.

The invariability of such movements by far exceeds what Prof. Hebb has aptly termed species predictability. They are predictable, not only for a species, but for a genus, an order, or even a larger taxonomic unit. It is, for instance, predictable with supreme certainty that any new species belonging to the order of Columbidae will drink in the manner just described or that any species of Anatidae will take oil from the oilgland by rubbing its head on it in a rotatory movement.

This remarkable distribution of motor patterns throughout the whole zoological system was the superlatively unexpected positive discovery whose tremendous inferences caused research to take that particular direction which Ethology has pursued ever since. Yet, Professor Hebb, 54 years after Whitman, very clearly stated the nature of his discovery, asserts that the concept of instinctive behaviour is not analytically valid because of its « consistently negative definition ». He says: « Instinctive behaviour is what is not learned, not determined by environment and so on. There must be strong doubt about the unity of factors that are identified by exclusion ».

It must be stressed that Whitman and Heinroth never even tried to define « instinctive behaviour » at all! They found one element of behaviour which

is certainly innate and which we call today « instinctive movement ». Like genetics and many other branches of inductive science, ethology started from a real discovery and definitely not from a theory. This is a fact that we do not want to be forgotten.

Neither Whitman nor Heinroth ever offered any opinion concerning the physiological nature of the motor patterns which they have discovered. They were much more interested in the taxonomical conclusions to be drawn from them. Thus, Ethology began as a purely descriptive and classifying science which, incidentally, was the best start possible. This way of proceeding resulted in the collection of such an amount of observational material concerning the newly discovered motor patterns that their common physiological properties became too apparent to be overlooked. The most important among these properties are the following. First: the modifiability is infinitesimal, at any rate much smaller than that of bodily characters which are unanimously considered as « inherited » by biologists. Second: the very same motor patterns which, in phylogeny, prove to be so extremely conservative, tend to appear, in ontogeny, with a demonstrable independance of individual learning. Third: they show a type of spontaneity and of a tendency to rhythmical recurrence peculiar to themselves. In the interests of the discussion which is, I hope, to follow, I must expound these three constitutive properties of instinctive movements in some detail.

a) ***Limited modifiability.*** — There is absolutely nothing in any organism's body or behaviour that is not dependent on environment and, to a certain extent, subject to modification through environment. Even the most direct and rigid effect of genes is dependent on environment in so far as it cannot appear if the organism's milieu is changed to such an extent, that the animal sickens and dies. What is inherited, is not the character itself, but the range of its modifiability. The question that we have to ask concerning the instinctive movements is obviously how broad their range of modifiability may be. Geneticists have no hesitation to apply the term « inherited » to gene effects whose range of modifiability is inconsiderable to the point of being negligible. The red colour of Mendel's pea blossom is « inherited » or « innate » for this reason, the same colour in *Primula sinensis* is a « modification » because in lower temperature no anthocyan is produced, so that the flower is white. What is innate in Primula sinensis is the range of modifiability between red and white. I want to ask any geneticist whether he deems it necessary to refrain from calling the red colour in Mendel's peas an inherited character because of the fact that one can, by creating an exceedingly unhealthy environment, cause the plant to produce only buds which shrivel and drop off before opening into bloom and showing the red colour? This question is pertinent because that is mutatis mutandis, all that environment can do to instinctive movements. Unless the changes of environment impinging on the animal during its individual development, are so radical as to impair its physical health in an appre-

ciable degree, no change in its instinctive movements can be noticed at all. I may add in parenthesis that, if this were not so, MAYR and DELACOUR'S fine taxonomy of the Anatidae would have come out all wrong. If the abnormal environment results in producing a sickly individual, all the changes in its instinctive movements concern their intensity: they may be dropped out altogether or may be represented by weak incipient movements only. A spurious change of quality may be produced only where quantitative differences in excitation normally result in different instinctive movements. Thus, in the drake Mallard, certain movements of courtship, the grunt-whistle, the down-up movement and the head-up-tail-up are activated by the same kind of excitation but possess different thresholds at which they respond to it. For this reason it is possible to produce, by an adequate dosage of environmental damage, a weakly bird whose level of courtship excitation just reaches the threshold of the grunt-whistle while not attaining that of the two other movements. This effect can be attained not only in a young bird, but just as well in an old one which, in his former life, has performed the two movements now lacking. All that environmental influence can do, is preventing some instinctive motor patterns from appearing at all. No qualitative change has ever been observed, and it seems worth mentioning that the nuptial plumage will have disappeared long before the movement does.

But there are some instinctive movements which surpass the red colour of Mendels pea regarding their independence from environment because, short of killing the animal, it is impossible to prevent them from appearing. The so-called prying movement characteristic of Sturnidae and Icteridae consists of sticking the bill into a cleft and then opening it with considerable force, thus prying the cleft open. In the Europaean Starling this movement is performed even by very sickly and dying birds, quite irrespective of whether there is a cleft to stick the bill into, or not.

I would emphasize again that this complete lack of modifiability is not characteristic of what ethologists call « instincts » or what other authors call, in a looser sense, instinctive behaviour. All I have said is true only for those particular motor patterns which show that particular distribution in the zoological system of which I have spoken, and which were discovered by WHITMAN in 1898. If Prof. HEBB thinks that ethologists assume, with too much assurance, that the inborn behaviour pattern with which they are dealing, are directly genetically fixed, I feel inclined to agree with him regarding many other elements of instinctive behaviour, especially taxes and IRMS, but not regarding instinctive movements. It is certainly true that real genetical evidence concerning them is meagre: Hybrids between *Xiphophorus* and *Platypoecilius* often show, in the F2 generation, a curious dissociation of an instinctive movement and the organ used by it. The so called « sword » of *Xiphophorus* is an organ whose function indubitably is to stimulate the female by a peculiar courtship movement of the male which swims rapidly backward, sword first, in the direction of the female. The F2 hybrids often show the normal combination of organ and movement, but just as often the movement without the organ or the organ without the movement. Exact figures concerning the frequency of the three possibilities have apparently not been attained. In Drosophila, wingless mutants often are still in full possession of the normal movements of cleaning wings. In Anatidae, hybrids very often possess instinctive movements which none of the parent species have, but which are characteristic of other and, in this respect, more primitive forms. I emphatically agree with Prof. HEBB that it is superlatively important to get real experimental evidence concerning the genetics of instinctive movement. The difficulty is to get a suitable object: Two races or species which are sufficiently closely allied to produce completely fertile hybrids and yet different in regard to some clearly definable pattern of innate behaviour. We have looked in vain for such species among our Cichlids, but we think that we have hit, a short time ago, on two ducks fulfilling all the requirements mentioned: The Bahama Pintail, *Anas bahamensis* L. and the Chiloe Pintail, *Anas spinicauda* L. We shall get F 1 hybrids of the two species, we know they are fertile and we hope to report results in a few years.

For the present, I should like to relay Prof. HEBB's question regarding the innateness of instinctive movements to Prof. E. MAYR whom I consider one of the greatest living authorities on phylogeny and genetics combined. I would ask him to what extent he regards as genetically fixed any of the morphological characters he is using in the taxonomy of Anatidae, for example the black and white markings of the downy chick in Casarcinae. There are, to the best of my knowledge, no genetical experiments concerned with this character, yet I do not think that Prof. MAYR would hesitate to call it an inherited one. Whatever the answer may be, instinctive movements have exactly the same right to the term.

I think that Prof. HEBB considerably overestimates the influence of environment if not on instinctive behaviour, but certainly on what we call instinctive movements, when he says, in the paper repeatedly quoted: « Instinctive behaviour may be nearly as misleading, but might be kept as a convenient designation for species-predictable behaviour, *as long as it is not thought of as determined by an invariant heredity alone*, but also by an environment that is equally constant in most or all important matters (Italics mine). » These sentences, while being obviously true for what is often loosely termed instinctive behaviour, evidently cannot be applied to the motor patterns which we call instinctive movements and which certainly are neither a postulation nor a « reification « of a theory, as Dr. LEHRMAN asserts, but something very real, found more than half a century ago by C. O. WHITMAN. I should like to know what could be considered a matter in the animal's environment that could be more important to the development of a fly's wing-preening movements than the presence of wings, or to the development of a young starling's prying movement than the presence of a cleft to stick the bill into.

b) ***Independence of individual learning.*** — It must be stressed again that the very same motor patterns which have the above des-

cribed distribution in the zoological system and which show the other two constitutive properties here discussed, are also the ones which have the peculiarity to make their appearance, in ontogeny, in such a manner as to indicate very clearly, to any unprejudiced person, that their form and coordination is not and could not be accquired by individual learning. All Passerines scratch their head standing on one leg, lowering the contralateral wing right down to the perch, then moving the other leg, over the top of the wing, forward and upward, finally scratching the plumage of the head and the corner of the mouth with the second toe. In coordination with these movements, the head is held sideways in a particular way, so as to meet the scratching toe at the right place in space. You will all know the homologous coordination of movements in the dog, as to details about its phyletic history I refer you to a paper by HEINROTH published 1910. Now in the ontogeny of young passerines well coordinated parts of this movement make their appearance, before the movement as a functioning unit has ever been performed. The first appearance invariably consists of the young bird lowering the wing, holding its head askew and not being able to get its foot off the perch because it is not yet quite able to stand on the other alone. The pre-existence of such motor coordinations in individual life becomes particularly clear, whenever the organ matures later than the movement, so that function is quite out of question at the time of the first performance of the motor coordination. I remind you of the young gosling holding the adversary with its bill in exactly that position in space where the wing would hit it if it already had its adult proportions. In very many cases, motor coordinations would never render their particular survival value if they were not completely finished and ready to function perfectly before ever having been performed once. There is any amount of observational evidence for all this.

Nevertheless, these views are regarded as « finalistic » and « preformationistic » by our critics. Paul Weiss, in this dogmatism, has gone to the extent of transplanting crosswise the buds of the forelegs in the *Ambystoma* embryo, expecting them to perform the motor coordination preformed to fit to their original location, that is to say to walk backward. This they did, throughout the animal life. Or, to be more precise, each of the transplanted forelegs worked in the original coordination with the hind leg of the side from which it came, thus working backward when the animal tried to go forward and vice versa. It is the wildest carricature of scientific truth to reject all these facts, for purely dogmatic reasons, and then to accuse the men who found them out, of being dogmatists, as Dr. LEHRMAN has indubitably done. Consider the weight of the circumstantial evidence pointing to preformation of motor coordinations within the central nervous system, and then compare it with Dr. KUO's theory, desperately supported by Dr. LEHRMAN, that the domestic chick learns to peck by having its head moved up and down passively by the action of the heart. The facts found by Dr. KUO, are, in themselves, extremely interesting, but they are open to quite different interpretations. And in the supremely unlikely case that the theory mentioned should be correct,

I should like to know why young Passerines, instead of pecking, gape, why Pigeons insert their bill into the corner of the mouth of their parent, why ducks dabble and also, how the heart action teaches unhatched birds to preen, to walk, and so on and so forth, all of which many of them do even before they start pecking, literally a few minutes after hatching. The existence of motor coordinations, ready for use, in organisms devoid of environmental experience opens an immense field of investigation to the physiology of development, I assure you that not even the youngest of our students is blind to the problems. But it is a dogmatic error to attempt the solution of these problems on the assumption that there is only one factor on whose basis they can be solved, that of learning, and desperately to uphold the monopol of this factor by trying to make it work where there is no room for it to work in. There you have the situation in a nutshell — or an eggshell.

That our critics do not draw into consideration the existence of instinctive movements becomes very clear when one considers their way of argumentation. In the paper mentioned, Dr. LEHRMAN extensively describes the maternal behaviour of the Rat, showing in what way learning enters into it. No ethologist ever doubted that it did and none ever believed, as the author evidently implies that we do, that this extremely complicated set of widely differing behaviour elements was wholly innate, but we do contend that the motor patterns which we call instinctive movements are. And to disprove this, our critics must take one typical example of such a motor pattern, which possesses the typical wide distribution characteristic of a taxonomic unit and the typically high species-predictability already mentioned. Then they must proceed to show, that, as Prof. HEBB asserts, « an environment equally invariable in most or all important matters » is necessary to produce that species-predictability. Let me propose, for a suitable object, the movement with which Oscines (Song Birds) and Anatidae distribute oil from the oil gland over their plumage. All the Oscines which I know (and also all those that I do not) do this by taking oil from the gland with the tip of their bill and then executing the scratching movement already described in a peculiar manner, first touching the tip of the bill with the claw of the second toe and subsequently rubbing it all over the top of the head. All Anatidae bite their oil, gland, not with the tip of the bill, but taking it far back between their mandibles, chewing it in a sort of milking movement, pressing oil into the feathers growing on and about the gland. Then they press their head against those feathers and rub it against them in a rather slow rotating movement which brings most of the head plumage into direct contact with the oil-soaked feathers which function rather like a wick. Now let our critics do their utmost, changing whatever they can change in environment, or even excising the gland altogether and see whether they succeed in making a song-bird do the Anatidae's movement and vice versa. I give them a free hand to use all the methods of animal training known hitherto, starting with the moment the bird hatches, or even before that.

c) ***Spontaneity.*** We now come to the third and physiologically most interesting property of instinctive movements, to their so-called spontaneity. The same motor pallerus which possess the properties of which I have already spoken show very peculiar phenomena concerning their readiness to go into action: this readiness is by no means constant, but fluctuating within extremely wide limits in a strictly lawful manner: the organism's readiness to perform a certain instinctive movement is dependent, amongst other factors, but very directly, on the question how often, with what intensity and how far back the animal has performed that particular motor pattern. If one keeps a Cichlid in isolation from conspecifics thus with holding all the stimuli normally eliciting the fish's fighting and courting activities, one will find the thresholds of all these stimuli considerably lowered after a period of a few days. If one now offers stimulation eliciting fighting and allows the fish to fight for a certain time, one will find subsequently that the threshold of these stimuli has gone up again. This is not surprising, but easily interpreted as « fatigue ». What is surprising, however, is that this bout of fighting, though it may have quite evidently fatigued the fish who may be breathing heavily and leaning against a waterplant, has not affected the threshold of courtship activities. This particular « fatigue » is specific for one activity only.

This activity-specific fatigue has its even more interesting counterpart in a progressive lowering of the threshold of all releasing stimuli, going on more or less continuously as long as the activity remains quiescent. This results in the organism's reacting to non-adequate stimulation, to so-called substitute objects, after adequate stimulation has been withheld for a considerable period. Male Cichlids of many species — for instance *Etroplus maculatus* — will invariably accept their own females as substitute objects for another fighting male and kill her off, if the pair is kept alone in a tank for a period of time during which the male finds no « outlet » for his fighting movements. If two pairs are kept in a larger tank in which they can mark out territories, the males will fight each other at the boundary line and never attack their own females. The threshold lowering may, in certain cases, reach such extreme degrees that the activity « breaks out » apparently with no outward stimulation at all — and that is the much-discussed phenomenon of « vacuum » activity. It is worth noting that the instinctive movements appearing with this extreme independence of adequate stimulation are invariably such as are performed extremely often and continuously in the normal daily life of the animal in question, such as the insect-killing movements of the Bee-eaters and the Starlings, the prying movement of the latter, the pecking-and-swallowing movement of the African Ostrich, etc. etc...

I have used the comprehensive terms of « fighting » and of « activity » in describing the behaviour of Cichlids, without explaining in what way these concepts are different from that of instinctive movement. The activity of fighting includes a considerable number of the latter: erecting median fins, spreading the gill membrane, beating the tail laterally, ramming and some others. These single instinctive movements are linked together in a number of ways which are very suggestive of a physiological interpretation which really is a hypothesis and the first one I am going to mention. First: The thresholds of all these movements fluctuate parallel to each other, according to the « readiness to fight » in which the fish is at a given moment. If, in the beginning of an experiment, we find that our Cichlid will react very quickly and to a very slight stimulation by erecting median fins and distending the gill membrane, it is predictable that the other movements will be releasable with corresponding ease. Conversely, if we find that the Fish takes a long time and a rather strong stimulation to erect the median fins, it becomes predictable that not even optimal stimulation will succeed in exciting is to the point of giving the tail beat, still less the ramming thrust. Second: As has already been anticipated in the last sentence, there exists a very strict order between the single instinctive movements mentioned. Not only do they appear in a strict temporal order, in the sequence in which they were mentioned above, but the appearance of the preceeding motor patterns is the condition for that of the subsequent ones, while not permitting any prediction whether the latter will be performed or not, on the contrary, the activity may fade out at any point. Third: The performance of any of these movements affects, e.g. raises, the threshold of all others.

No generalizations are possible as to what movements are linked by the common factors just described. Very often one single motor pattern has its own independent fluctuation of threshold, for instance the prying movement of the starling. Very often one biological function comprises motor patterns possessing thresholds which fluctuate quite independently of each other, such as those of killing the prey and of eating it in a weasel or a stoat. Conversely, movements of amazingly different function can be dependent of each other in the above-mentioned manner. Drees has shown conclusively that this is the case in the motor patterns of hunting and of courting in certain Spiders of the family of Attidae. Both activities commence with the same motor patterns of running towards and stalking the releasing object. By the exhaustion of one activity the threshold of the other is raised to the point of making it unreleasable. Yet the total exhaustion of the spider running at a prey and/or at a female has no influence on the animal's readiness to run phototactically towards light — and vice versa!

These are the facts which are described in an illustrative manner by the world-famous model of the flushing reservoir. Please believe me that none of our youngest students has ever believed for a moment that this object of ridicule is more than a parable or should be regarded as an attempt at explanation of facts. But now I do come, for the first time in this paper, to the point at which I have to deal, not with facts overlooked by our critics, but really with hypothesis, that is to say with our interpretation of facts.

The regular and strictly lawful relationship between such a « set » of motor patterns as, for instance, those of fighting in Cichlids, make it very probable that they are activated by one mutual excitatory factor to which they respond

with different thresholds. This factor increases and vanes with the quiescence and the performance of the movements, it can be accumulated, under abnormal environmental circumstances, to truly abnormal levels. « Something » which I have termed in an old paper action specific energy and which is much better decribed by R. HINDE's less prejudicial term Action Specific Potentiality is generated and discharged. This « something » may be anything, it may be humoral, perhaps a neuro-hormone, I am not quite disinclined to believe so even today, or it may be a neural process. And after all it is commonsense to look to neurophysiology as the most likely source of possible explanation; if we ask whether there are some neurophysiological processes known which might be akin to our crucial phenomena of spontaneous generation and rhythmical discharge of « something », we naturally hit upon those processes of endogenous, rhythmical generation of impulses which have been found in the sinus ganglion of the heart, in medusae, in the breathing centre, in the olfactory tract and in the central nervous system of many animals by SHERRINGTON, BETHE, ADRIAN, WEISS, VON HOLST and others.

Consider the facts found by VON HOLST concerning the automatic production and intra-central coordination of the impulses which, in the earthworm, control the movements of creeping. When the nervous system of this animal is not merely desafferentiated, but completely isolated from the body and suspended in Ringer's solution, it still goes on to produce these impulses, rhythmically and in perfect coordination. This was shown by simultaneously recording, on a series of instruments, the action currents emanating from every segment. When a critic doubted that the activity thus recorded was really identical with the one resulting in creeping movements in the intact organism, VON HOLST improved on the experiment by leaving a few segments intact and in connection with a preparation otherwise identical with the one first mentioned, and showed that these segments now performed real creeping movements keeping exact time with the beat of the instruments connected with the isolated part of the ganglion chain.

We do not know yet to what extent the characteristic properties of instinctive movements can and will be explained on the basis of these and similar processes found on lower levels of the central nervous system. (Contrary to what Dr. LEHRMAN thinks of us, we are very cautious in identifying analogous processes going on on different levels.) But it seems to me to be the most obvious kind of commonsense to seek for explanations in this particular direction and not in that of learuing, conditioned responses or, still worse, « chain reflexes ». And this last sentence comprises pretty much all the « theory » we have developed concerning instinctive movements.

And now let us hear what our critics have to say concerning the spontaneity of instinctive movements. Dr KENNEDY says that the assumption of two different functions, viz. a) the endogenous generation of stimuli and b) their afferent control, is decidedly « dualistic » and, therefore, vitalistic. I do not mind being considered a vitalist in company with men like ADRIAN, WEISS and VON HOLST, all of whom certainly believe in the reality of both these functions.

Dr. LEHRMAN, on the other hand, in refuting the theory of an internal « build up » and of vacuum activity resorts to the same type of argumentation he used to disprove the « innateness » of instinctive behaviour. He cites an example which looks like a vacuum activity but is not and then thinks he has proved that vacuum activities — he does not bother about threshold fluctuations and other minor details — do not exist. LEES said in his paper on the ant *Eciton hamatum*, that the rhythmical recurrence of these animals preying expeditions are « akin to vacuum activities » because they are in no way related to the abundance or scarcity of food. SCHNEIRLA has shown conclusively that these excursions of Eciton are not vacuum activities but definitely released by the growth of a new brood within the colony. LEHRMAN concludes that this error of LEES shows « the restrictive nature of such categorial theories as that of LORENZ ». I am sure that LEES never really thought that an army ant expedition was a vacuum activity. It needs a profound ignorance regarding the properties of those simple and rigid motor patterns that we call instinctive movements to think that any ethologist would ever consider the possibility that such a complicated behaviour as an army ant expedition should be one instinctive activity and, of course, only the latter can ever « break out » in a vacum activity. And the few instinctive activities that ever do so, interesting as they may be concerning the independence of exteroceptor and proprioceptor control, are not at all the most opportune object to study those phenomena which really intrigue us because they may lead us to a causal explanation. The problems of endogenous « build up » of readiness, parallel threshold fluctuations etc, can be much better approached in much less spectacular objects, for instance in the fighting movements of Betta, investigated by LISSMANN many years ago and lately by PRECHTL, or in Cichlids, as we are doing at present, or in the classical object of the wiping « reflex » of the frog, on which FRANZISKET has lately done such very successful attempt at the quantitative analysis of exhaustion and accumulation of action specific potentiality. Our theories seem to be categorically restrictive indeed, as they seem to have restricted our critic from going to the next pet shop, buying some of these cheap animals and first questioning our facts before questioning our hypotheses.

Hitherto I have spoken exclusively about the fundamental observational facts which concern one innate element of behaviour, the instinctive movement. I have not spoken at all about that other element which may be regarded as the counterpart of instinctive motor patterns on the receptor side of the central nervous system and which really is much nearer to my heart: the IRM, the innate releasing mechanism. I have no time to do so. There are other particulate functions of the central nervous system. We do not know how many of them there are, still undiscovered. I thought it best to show the existence of particulate elements by expounding the facts concerning one of them, facts which still are not generally known, or generally disbelieved.

I have been defending facts and not theories. And now I have done enough of defending altogether 'and I am going to do some attacking of theories.

For some reason which probably can by accounted for bu the historical development of behaviour study many authors, and among them our critics, hold the theory that there cannot be, within the central nervous system, any particulate structures controlling behaviour. It is on the basis of this dogma that every theory which recognizes the incontestable fact that such structures do exist, is branded as preformationistic, finalistic and what not. According to this dogma, the central nervous system is a so-called whole in which everything is in universal mutual interaction with everything else and which is modelled on WOLFGANG KOEHLER's concept quite particularly of « physikalische Gestalten », in respect to the one fallacious point that the whole must possess only one kind of element, just as KOEHLER's model of the electric charge on the spherical conductor, of the solar system and of the soap bubble. No organism is built that way and even the Amoeba has more structures than the dogma now criticised tends to concede to the human brain. Animals have bones and sinews and glands and any number of particulate structures which, in the interaction within the system, influence the whole far more than they are influenced by is in return.

It may be an error of mine, but I do think and I put it to the discussion that it is just this dogma, or attitude, that lies at the root of the two fundamental errors contained in the following sentence which I quote from Prof. HEBB's paper. He says: « I urge there are not two kinds of control of behaviour, and that the term « instinct » implying a mechanism or neural process independent of environmental factors, and distinct from the neural processes into which learning enters, is a completely misleading term and should be abandoned ». The two afore mentioned errors are the following. First: Prof. HEBB obviously believes that the concept of « instinct », as it is defined and used by TINBERGEN implies one particulate neural mechanism independent of learning: we know about a dozen of such mechanisms and we do not know how many more there are, there may be another dozen, all of them being the functions of particulate and, on principle, structural organizations within the central nervous system. The second error is the dogmatic assumption that « learning » must « enter » into literally every function in the central nervous system, being the one and only « element » permitted by the theory sketched above.

If we try to make a short synopsis of central nervous functions which, on the basis of present knowledge, can be regarded as particulate and clearly distinct from each other, we find quite a good number. There is that complicated apparatus of optomotoric reactions, investigated with such spectacular success by WEISS and SPERRY and by VON HOLST and MITTELSTEDT in so different objects as Amphibia and Insects and yet with such conforming results. There are the functions of stimulus generation and coordination found and analyzed in the same institutes. There are the complicated navigating functions of birds, involving the existence of an « internal clock » as well as that of a mechanism able to compute where the sun is standing at any given hour of the day, and able to do so, as KRAMER has incontestably shown, in a Bird that never saw the sun moving in all its life. There are the wonderful functions of orientation in the Honey Bee which is able to compute the position of the sun on the basis of the direction in which the light is polarized at any given patch of blue sky visible to the insect. There are many more independent particulate functions and it is irrelevant whether or not I am allowed to add, in all modesty, the instinctive movement to this list. The point I want to make is just this: All these functions are different from each other for exactly the same reasons and in exactly the same manner, as the functions of a sparking plug, of a connecting rod and of a crankshaft are: In all these cases the differences of the function is intelligible only on the basis of the differences of the structures that are functioning. I concede that it is a tall order to approach analytically the structures underlying the functions I mentioned. But we have already one important hint how to approach this problem: This hint comes from cybernetics. And it is just the cybernetic analogies to some of the computing functions contained in our list, that make it so extremely unlikely that learning enters into them to an appreciable degree.

If our concepts of certain functions such as, for example, the IRM, are erroneous, the fallacy is not at all likely to lie in the fact that there is, in reality, no particulate structure in the central nervous system performing that function. The error will, in all probability, lie in the opposite direction: future investigation is very likely to show that, where we assumed one particulate mechanism, there are, in reality, two or more, performing analogous functions which we misleadingly united in one concept. I chose the IRM for an example because I have some shrewd suspicion about how this particulate mechanism will be split into at least two in the near future. We are ever ready to split up our concepts. The history of ethology is full of examples of concepts becoming ever narrower and narrower with every step of the investigation.

Conversely, we have good reasons to be extremely suspicious of all allegedly explanatory procedures which necessitate a widening of concepts. I am quite aware that it is, on principle, possible to assert that « learning » is « entering into » all the functions and, what is more, all the neural structures of all organisms. One only has to define the concept accordingly. But to explain structure, the point at which « learning » would have to enter, would obviously be that of all processes of embryonic development. In other words, the concept of learning would have to be widened to such a degree as to include all epigenetic factors taking part in the formation of structure. I think that there are, even today, some indications that such a widening of the learning concept is already beginning. But I strongly doubt that such an inflation would be of advantage to the analytical value of the learning concept. It would become a very big balloon with a very thin wall and very liable to col-

lapse. I urge that we should not do that to a concept which at present does correspond to something very real. I urge that we should be profoundly grateful that organisms do have good hard particulate structures performing particulate functions, because these are the archimedic points from which analysis can start. I urge that we should be particularly grateful that the central nervous system is not just one big holistic jelly built up out of a single kind of element and possessing less structure than even an *Amoeba* but does have particulate functions such as innate behaviour patterns and learning.

DISCUSSION

J. HALDANE. — 1° M. Lorenz a eu raison de qualifier de classique la systématique des Oiseaux selon leur comportement. C'est Aristote (ou peut-être Théophraste écrivant sous son nom), et non Heinroth ou Whitman, qui a noté le premier la façon spéciale de boire des Columbidae en citant 3 espèces.

2° Vu que j'ai fait la génétique de *Primula sinensis* pendant 12 ans, je nie formellement la doctrine de Baur que la couleur des fleurs des formes rouges de cette plante varie avec la température. La plupart sont presque invariables. Il y a une forme hétérozygote peu stable, mais c'est exceptionnel. Dans mon livre *The Biochemistry of genetics*, j'ai donné des exemples d'interaction du génotype et du milieu mieux fondés.

3° Je doute que M. Lorenz ait le droit de se dire objectiviste tandis qu'il emploie des mots comme « prying, etc... » qui sont assez anthropomorphiques. Je ne suis pas d'ailleurs très hostile à l'anthropomorphisme, qui est une forme primitive de l'éthologie comparée.

4° Je crois que M. Lorenz exagère la stabilité des mouvements musculaires. Mon Collègue, M. Grüneberg, m'a dit qu'à peu près la moitié des mutations chez les Souris ont été découvertes par l'observation d'anomalies de comportement. Pour les Souris de Laboratoire, les mouvements de la nage sont des mouvements « innés » et non acquis. C'est en étudiant la nage que l'on peut le plus facilement classer de nombreuses anomalies innées du comportement.

5° Je ne crois pas que la phrase « portée de variation » soit très utile pour ce qui est hérité (ou selon moi, déterminé par voie génétique). Je préfère parler avec Lyssenko d'une détermination de besoins. Je préfère encore mieux dire que chaque génotype détermine un schéma de réactions à tout milieu possible.

6° Dans un mémoire tout récent, Gordon et ses collègues, ont montré que certains mouvements endogènes (gestes héréditaires) de Poissons de deuxième génération, hybrides de *Xiphophorus* et *Platypœcilus*, ne sont pas indépendants des caractères morphologiques. Les Poissons sans « glaive » peuvent bien faire des mouvements caractéristiques de *Xiphophorus*. Mais il existe une corrélation assez forte entre les mouvements des *Xiphophorus* et la présence de cette modification caudale.

7° L'attribution de la spontanéité à un mouvement est toujours difficile. La miction des Mammifères semble être assez spontanée. Mais Reynier vient de montrer que les Rats nouveaux-nés meurent de rétention urinaire s'ils n'ont pas reçu une stimulation des organes génitaux extérieurs, due, dans la vie normale, à un léchage naturel. Dans un tel cas, « learning » ou « apprentissage » me paraît encore un mot plus douteux que « l'instinct ».

8° Quand on me parle des rythmes spontanés, surtout des rythmes respiratoires, je pense à l'expérience foudroyante de Thunberg, il y a 30 ans. En mettant des hommes dans une chambre où la pression était changée 15 fois par minute, il a supprimé complètement les mouvements respiratoires pendant 24 heures ou plus.

K. LORENZ. — I only want to state that the example I used is probably not the best that could be found. As regards the other questions, I think I had better come to that of spontaneity at once. No generalisation is possible about spontaneity or dependence on external or internal stimuli. Take, for instance, urination or defaecation, both of which are definitely dependent on proprioceptor stimulation in most higher animals. Yet, in very many young Mammals, urination is dependent on being released by the mother's attention who massages the baby's abdomen with her tongue. We rear a lot of young Mammals artificially in Buldern and we know that young Polecats, Squirrels and other Mammals will die of uraemia if one fails to procure a substitute for this specific stimulation. But I think that the existence of such behaviour patterns which are absolutely dependent on external stimulation serves only to set off and emphasize the existence of the opposite, of behaviour patterns which are performed even if external stimulation is completely lacking. The rhythmical recurrence of such activities, as, for instance, the prying movements of the Starling, which were mentioned before, is very similar to activities whose rhythmicity is brought about by recurrent tissue-needs, whether working through the means of proprioceptors or acting directly on the central nervous system. Only, hitherto, we have no idea what the physiological mechanism that causes rhythmical recurrence of instinctive activities may be like. The most amazing examples of independence of external stimulation are afforded by those instinctive movements that look oriented at an object or a part of the animal's body and yet go on without any change when the object is lacking as in the case of Heinz's Flies or wingless mutants of Drosophila all of which preened non-existent wings.

This brings me to the question of mutation. Of course, we have not yet studied behaviour mutations in domestic animals with anything like sufficient exactitude. Of course, I quite agree to what Professor Haldane said about the Mendelian segregation of the Sword-tail and the courtship movement in *Xiphophorus* × *Platypoecilus* hybrids. But there is one thing I want to make clear : I did not say the instinctive behaviour patterns are particularly resistant to change through mutation in domestic animals, I said they were resistant to environmental influences, in other words, that their phenotypic modifiability

was so small as to be negligible. As regards mutations, their occurance in behaviour patterns has even been actually observed. There are some indications, though, that single mutations can change innate behaviour in a noticeable manner. Comparative study of the courtship movement of very closely related Ducks shows convincingly that the latest steps in the phylogeny of their movements do not consist in qualitative changes of single motor coordinations but in a process through which single motor patterns are either coupled together or dissociated from each other. While these motor patterns are widely distributed throughout the subfamily, the way in which they are welded together in a single indivisible sequence, is characteristic of the species. Thus the « head-up tail-up » movement in the Mallard is invariably followed by « nod-swim » while in the Gadwall it is coupled with the socalled « down-up » movement. There are innumerable cases in which the species differences consist of different coupling of the same motor elements. That such a coupling or uncoupling may be effected by one or very few mutations is made very probable through a chance observation: Before the world war I had a strain of Kakhi-Campbell ducks (a domestic race of the Mallard) in which the « head-up tail-up » movement was coupled to a subsequent « down-up » movement, instead of « nod-swimming », as in the wild Mallard. Unluckily I lost sight of that strain of ducks, it would have been interesting to crossbreed them with Mallards and to see how this behaviour characteristic behaves genetically.

At present we have just begun to experiment on the genetics of instinctive movements. The difficulty is to find two species close enough to each other to produce fertile hybrids and yet different enough in their motor patterns. The Bahama Pintail, *Anas bahamiensis*, and the Chiloe Pintail, *Anas spinicauda*, seemed the most favourable species. In each of them one particular courtship movement is highly developed, while all others have disappeared, *Anas bahamiensis* does only the « tail-up » movement, spinicauda only the « grunt-whistle ». Peter Scott has saved us three years by a free gift of nine Birds, F-1 hybrids and recrosses of *spinicauda*.

MRS SPURWAY-HALDANE. — Geneticists use fixed action patterns (Erbkoordinationen, instinctive movements) in their experimental technique. May I explain why geneticists cannot use Lorenz's vocabulary?

Experiments can be performed during the lifetime of a given individual i. e. after the fertilization that resulted in that organism. Alternatively experiments can be performed to collect circumstantial evidence as to what happens before and at fertilization. These techniques have evolved different vocabularies. All the experiments made by Lorenz and his school have been on development of individuals resulting from zygotes, but this school have consistently attempted to describe their results in the vocabulary currently used for the processes preceding zygote formation. This has resulted in Lorenz being blamed both for making claims about genetic determination, and for ignoring developmental processes.

Hebb was not attacking Lorenz, but integrating the work of the latter

with the hypotheses currently held about the genotypic contribution to the epigenetics of taxonomic characters.

The clause « not thought of as determined by an invariant heredity » refers to the repeated discovery (Harland, Dobzhansky, Kikkawa) that different genotypes contribute to phenotypes which are indistinguishable. Neither the standardization of « wild types » on which the species concept is based, nor the phenomena called special homology are due to identity or even similarity of the relevant genotypes; i. e. taxonomic categories do not seem to be definable by a highest common factor of allels or even loci.

Similarly « an environment that is equally constant in most or all important matters » is a formal qualification necessary and usual in biological discussion to allow for the results of possible experiments with the environment, including embryological experiments. I believe that we will be able to make an Oscine preen like an Anatid. This may be prohibitively expensive like lifting a 5 ton weight a kilometer into the air, but it is a confession of vitalism to say that it is impossible. Being a Lorenzian I do not believe this change of movement will be achieved by conditioning.

K. LORENZ. — I am quite aware that our vocabulary is most insufficient from the geneticist's point of view. Of course, we do not know how much of what we call « innate behaviour » is directly genetically determined and how much is due to epigenetical processes. That is why I find Professor Hebb's conception of species predictability so enormously useful. The point I was trying to make was just this: It is actually our interest in the modifiability of behaviour through learning that impells us first to analyze the limits of variability, in other words, the degree of species-predictability of behaviour. In order to assess the modifiability by learning it is immaterial in what way the « rigidity of behaviour » is determined. We need not know, for this purpose, how much is really directly dependent on genes and how much is epigenetic. Also, for the purpose of phylogenetic comparison, this question does not interest us just as it does not interest the comparative morphologist or palaeontologist studying bodily characters.

Professor Haldane said he did not like our term « objectivistic »: I agree and I want to emphasize that it is not meant as a boast of particular objectivity and exactitude. It is only meant to set us off against subjectivistic psychology which claims to know anything about the subjective experience of animals. We hold, for epistemological reasons, that no such attempt can be considered scientific. On the other hand, this position does not imply that we do not recognize the scientific value and justification of a subjectivistic human psychology.

T.C. SCHNEIRLA. — Let me refer first to the point Dr. Lorenz raised concerning cybernetics, to the effect that in an analytical approach to structural — functional relationships in « instinctive behavior », cybernetics analogies to such functions make it unlikely that learning enters to any appreciable extent.

I do not see how this follows, for even on cybernetic grounds, or other analogical thinking in terms of models, learning may be involved in stereotyped as well as variable forms. This reminds me of the statement that cybernetics brain models learn best when they are unaware of it.

There is no dispute of course about the fact that distinctive morphological and behavioral characteristics are all somehow related to genetic constitution. These characteristics, once we know their range, might even be described as « genetically fixed. » This is a convenience for the systematists, — the question is how, on different phyletic levels, genetic constitution is related to individual morphology and to individual behavior.

From an interest in the traditional background offered by Whitman's and related work, this has been a concern of mine from my graduate days. In 1932 I deliberately chose the army-ant behavior pattern as a subject for investigation, because in it there seemed to be a problem well worth investigating, concerning species biological make up as related to species behavior pattern. Interest in this investigation has always centered around species comparisons. What we are trying to get at in such research is the relationship between genetic constitution and behavior, characteristic of each animal type. There is no difference of opinion among us, as to this point.

From my own standpoint, as a psychologist, I find in the work of the Lorenz school a long sequence of fine and interesting observations, vividly reported; but in these reports it is often very difficult to distinguish hypothesis from factual evidence. An example is the term *releaser*, often used, which habitually colors the report of a stimulus-response relationship because it forcibly intrudes the observer's subjective conception of what is important in the situation for the animal. This, assumed to be effective as a schema, is presumed to be natively effective as meaningful for the animal.

Embedded in reports of stimulus — response relationships are found presumptions of an innately determined isomorphism, referable to postulations about the natively — determined role of the nervous system difficult to accept, unless on faith. The nub of the question, it seems, and foremost in my own theoretical difficulties with the Lorenz position, is in postulates concerning organization of key responses, the « instinctive movements » so-called, by virtue of innately constituted functions of hypothetical neural centers. In my own paper I shall try to bring out some further considerations with respect to natively given organization-determining properties of neural centers so conceived, with respect to the rest of the organism.

Now, as concerns learning, it is probable that if reliable evidence is found for qualitatively different types of modifiability in behavior ontogeny, we shall have to accept them. Against the background of our current indistinct understanding of behavioral ontogeny, I cannot share the confidence Prof. Lorenz has shown in previous publications, with respect to making a sharp distinction between the learned and the unlearned in development. But increasing attention is being paid to the possibility that qualitative levels exist in learning capacity, and the same principle may well apply to the role of extrinsic factors all through ontogeny. As I recall the last section of his paper, Dr. Lorenz says that it is possible to assert, on principle, that learning enters into all the functions of *all* organisms. This seems pretty sweeping, but not consistent with the way he dismisses Kuo's work in the preceding section, although Kuo's was one of the few attempts to analyze behavior in embryo. Something important to the developmental process may be lost when the question is posed, as Prof. Lorenz does, in terms of whether or not the heart « teaches » the unhatched chick to do something. What we do have is the indication of a relationship between head activities and the functions of other parts of the chick embryo, of apparent significance to adult pecking and very probably other characteristic activities as well. The word « teaching » does not seem valid for such relationships. Behavior modifiability here may be of a much simpler order than, say, even conditioning. As Hebb says, we do not know the nature of adult learning well enough to make categorical distinctions at this stage as to its influence in ontogeny. Rather, the question concerns the status of extrinsic — intrinsic relationships at progressive stages of development.

My difficulties with the Lorenz system center mainly around its deficient attention to the need for analytical investigation of ontogenetic processes. This is perhaps a matter of more serious concern to many American psychologists, against a background of interest in behavioral development, than to others. In Dr. Lorenz's paper here, it seems that more than a gesture is being given to ontogeny, and that is good. But although the Lorenz group has been doing much work on early behavior, this is essentially descriptive in its approach, rather than analytical.

It is perhaps not necessary to stress the fact that analytical investigations, along comparative lines, are much needed on the ontogeny of behavior in various animals. This raises also the desirability of penetrating into species differences at progressive developmental stages on different phyletic levels. It seems likely that in such work, careful attention will have to be paid to the role of the species developmental context from early to late in ontogeny. Evidence on the relationship of the intrinsic to surrounding conditions is relevant from the first stage. A much simpler concept than learning, though related, may be required for the early stages of modifications appearing through such relationships. It is not a question of relative emphasis upon either of the agents implied in the traditional heredity — environment dichotomy. There seems to be no possible gain in reviving that controversy. But a realistic approach should discourage the habit of opposing these concepts sharply, as when «learned» is set against « unlearned » in development. At present we are not altogether groping in the dark with respect to desirable revisions in developmental concepts, although in many respects evidence is too scanty.

Another point here concerns what Dr. Lorenz says Hebb said: namely, that the « concept of instinctive behavior is not analytically valid because of it's consistently negative definition. « On this point, Hebb was quoting Beach, who had offered this criticism in an earlier context. There is much

truth in the criticism, I believe. One telling example is the common insistence that behavior appearing in « isolated » animals must be « innate », and not influenced to any important extent by developmental context. But can the acquired and the learned be so readily and cleanly separated from the « instinctive »?

This brings us back to the difficulty of distinguishing what the nervous system does, or does not do, on an innate basis. Of course, any theorist is justified in erecting hypotheses if he shows that they follow from his theory, and sets about testing them. But much of the Lorenzian hypothesizing as to how the nervous system works on an innate basis seems wanting on both scores. It is even possible that the term « finalistic » may not be misapplied whan used for these procedures. It is good to learn that Dr. Lorenz is not altogether adamant in these matters, although he still seems largely consistent with his earlier position as to how the nervous system works innately. Even now, I am not really too sure whether he takes the drainage hypothesis more or less seriously than do his students. — Neurologists offer us no clear orientation as to how the nervous system works in consecutive behavior, which means that concepts of innately given neural organizations must be considered highly tentative. It is not a foregone conclusion that « instinctive behavior » as organized behavior centers upon neural functions directly fixed as described through genetic constitution. Other central mechanisms, as well as peripheral, will have to be considered in the developmental picture.

These are some of the main difficulties that I have had in following the line of this theory, as a psychologist interested in animal behavior. The problem is to assimilate and make use of the rich content of data from this source, yet to remain sufficiently objective about the somewhat preformistic ideology as to what is innately given in behavior.

K. LORENZ. — I hope I have fully understood Professor Schneirla's intervention, but I still see no real contradiction between what he has said and what I say about Doctor Kuo's theory that the heart-beat teaches a Chick peck and about the widening of the learning conception. I said that one can explain practically all behaviour by learning provided the learning concept is defined so widely as to include all epigenetical processes. I meant this statement as a warning against such an inflation of a concept, the value of which would certainly be entirely destroyed by such a proceeding. I don't think there is any real difference of opinion in that respect.

Now, secondly, regarding the morphology of behaviour, though the interest in it is common to both of us I think the difference in our opinion is the following one: you are inclined to think that the Morphology of a species influences its behaviour in an epigenetical way. I concede that you may be entirely correct as concerns your object. We, on the other hand, are quite sure that we know many instances in which the morphological structure and the behaviour patterns in which it is funetioning are transmitted quite independently of each other. The Bearded Tit and the Golden Pheasant perform display

movements where the feather structure necessary to its function have not yet been developed. Jean Delacour observed that a Mandarin drake that did not develop a nuptial plumage persisted in « display-preening » the fan-feathers it had not got.

In answer to the accusation that we are not interested in ontogeny I may remark that pioneer work of ethology, the four huge volumes of Heinroth's « *Die Vögel Mitteleuropas* » are exclusively dedicated to the onthology of birds reared from the egg and that by far the greatest part of what we know about behaviour is derived from watching its first apperance and further development in onthogeny. The vast majority of all birds and mammals kept in our department have been reared from earliest infancy. Ontogeny, far from being neglected, is actually one of the chief sources of our knowledge. In spite of this I do, of course, entirely agree that we do not know enough about the ontogeny of instinctive movements and that it is one of our most important tasks to study it.

MRS. SPURWAY-HALDANE. — Exactly in epigenetical vocabulary and ontogenetic vocabulary.

K. LORENZ. — I entirely believe that and Tinbergen has been doing so since very long ago.

And now to the question of our alleged finalistic attitude: being phylogenists we are so far from being finalists that we are, may be, somewhat careless about our expressions. We may, perhaps, say something like: the cat has sharp falcatedclaws to catch mice with when we mean to say that the selection pressure of this function has caused the evolution of the cats claws. This is exactly what I meant yesterday in my example of the pug having a curly tail « in order to » being selected by the judge for stud in a dog show. I think that Professor Ruyer's paper about finality may give us occasion to go into finality in detail. I have already prepared my views about finality in order to bring it into the discussion then, so I think to leave these questions of finality to that paper.

D. LEHRMAN. — There are many points that I might raise in discussing Lorenz's paper which I'll have better opportunities to say when I present my own paper on Saturday. I will therefore restrict myself to, I hope, a few brief comments.

First I must say that I think Dr. Lorenz has misunderstood what Dr. Schneirla meant by the study of ontogeny. For example, I am sure Dr. Schneirla is very far from believing that an epigenetic approach implies that the bearded tit raises the feathers. This is not the point. The alternatives are *not* simply: *either* the bird raises the feathers reflexly because of some stimuli provided by the feathers, *or* the feathers are there, and there is also, independently, a center in the central nervous system which sends impulses appropriately to the muscles which erect the feathers. There are other possi-

bilities. The histology and physiology of this skin area, the arrangement of the muscle fibers, the arrangement of the sensory and motor neurones of the area, all might be relevant to the problem of the origin of this special movement of this skin area. After all, the fact that hormones selectively cause growth of feathers at one skin locus rather than another should suggest to us that the different areas of the skin are physiologically not equivalent, even before they have begun to look different. We should not assume without analysis that the skin, muscles, neurones, feather papillae, etc., at this area are anatomically and physiologically quite the same as at other areas, and quite the same as in other species, and that there just happens to be a center in the brain of this bird which apportions the impulses to the correct muscles to make this bird perform its proper movement. I think Dr. Schneirla has made this kind of point very clearly in connection with his studies of the army Ant, and that he would reject, equally with Dr. Lorenz, the oversimplified relationship suggested by Lorenz between the feather and the movement which displays it.

Dr. Lorenz mentions Heinroth's work as an example of the study of ontogeny. We all have great respect for Heinroth's valuable studies and for the enormous amount of information provided by them. They are ontogenetic in a sense. Heinroth has described in great detail, for a great number of bird species, the order of development of elements of behavior, and the characteristics of the developing behavior patterns and of their functional relationships. I mean no disrespect for these contributions of Heinroth when I say that they are not a substitute for the analysis of the physiological conditions which are changing during the emergence of the behavior elements, and which constitute the development from one stage to the next, which accounts for the behavioral changes. The kind of ontogenetic study which Dr. Schneirla wishes to suggest, I think, is not a descriptive study of the order of development of activities, but rather some understanding of the physiological background of the order of development. Now, this understanding of the physiological background must, I think, imply something more than the assumption that every time a new act appears in ontogeny this is because a central mechanism specific for the act has matured, with no further analysis of what the maturation consists of, what the physiological processes involved are, and so on. I know that this is very difficult, and is a task for the future, as Dr. Lorenz implies. But I don't think it settles the problem to say that the study of ontogeny has been or is being taken care of, because it has not been taken care of.

Dr. Lorenz refers to genetical evidence. Such evidence is extremely important, and should be collected. We'll be much better off having as much evidence as possible about the genetics of behavior patterns. However, it must be noted that genetic evidence does not by itself show *what* is being influenced by heredity. Mendelian segregation does not indicate very much about the origin of a behavior pattern. For example, if we cross two strains of Mice having characteristically different temperature preferences, we will get segregation in Mendelian ratios, showing that hereditary factors are influencing the behavior. The crucial question however, is : *What* is being influenced by

genetic factors? In this particular case, Herter and Sgonina have shown that what is being inherited is not a central mechanism which makes the animal prefer a certain temperature, but rather histological characteristics of the skin. We see here that the description of the behavior, on the one hand, and the carrying out of breeding experiments, on the other hand, do not show much about the nature of the inheritance, or about the causes of the behavior, *unless* they are combined with an epigenetic analysis. And I think that the existence of a relatively schematic conception that each of a certain category of behavior patterns emanates from centers which are specific for the acts, is not conducive to such epigenetic analysis.

With reference to Kuo's work. Dr. Lorenz says I desperately support Kuo's work. Well, I must agree with that to a certain extent. Although I don't think Kuo's work covers all the possible explanations of where such behavior patterns come from, it is nevertheless the only explanation offered of where the pattern comes from. When you tell me the behavior matures, you are not answering the question I ask when I ask where it comes from. I'd like to know that is the nature of the precesses going on in the egg, which makes the bird behave the way it does when it emerges. Now, Kuo may be wrong. I think he probably is wrong in identifying the processes he observed as « conditioning ». However, he has shown the existence of conditions in the chicken egg which affect nerve growth in a way which is not the same as laerning or conditioning in the adult nervous system, but is certainly not the autogenous maturation of an independent center, either.

One gets the impression that the concepts developed by the ethological school do not encourage students to think in terms of inner *epigenetic* processes of which the behavior is the external expression. For example, when, in discussing Desmond Morris' excellent paper here yesterday, I suggested a physiological approach to certain problems, his reply was : « Yes, this should be done, but it takes a different kind of person than I. » But, if this should be done, why should not those students who are interested in the *behavior* be exposed to physiological, epigenetic formulations of problems, rather than to schematic neurologizing?

Now, I don't want to minimize the extraordinary success that the ethologists have had in posing such problems and in developing an overall picture of the organization of many different forms of behavior. I must say that I am in the very peculiar position of criticizing Dr. Lorenz for some of his approaches to problems which I might not have known about, had it not been for him. I think anyone but Lorenz must find himself in the same position, and this is a clue to how much we owe to him, even if we disagree with him. If this was not made sufficiently clear in my critique, I am very glad to correct it now.

K. LORENZ. — I think what Doctor Lehrman has just said brings us very near to a mutual understanding of what each of us means when he talks of « Ontogeny ». Of course, I entirely agree that we must study the individual

development of behaviour much more thoroughly and with a very similar technique as the one used in experimental embryology. Our excuse for not having done more in this direction as yet is that we had to begin in a purely descriptive way before proceeding to physiological analysis. I agree hat there may be some cases in which the transmittance of behaviour patterns may lie rather more in the periphery than in the central nervous system. I may remind you of the examples of the different races of the domestic Pigeons in which the rhythm and the sequence of the cooing movements is very probably determined by the volume of the bird's crop. Mrs. Baerends Van Roon has shown that many colour patterns of Cichlids are lying in a peripheral coordination of chromatophore cells and only loosely dependent on the central nervous system. But I am more doubtful about what you said concerning the possibility that the « innateness » of the Bearded Tit's displaying its « beard » may lie in properties of the muscles moving the feathers. In such cases the enormous difference in sizes existing between feathers of the juvenile plumage and the nuptial plumage seem to me to make this explanation rather improbable. And, finally, if we see a motor pattern as complicated as, for example, a Weaver Bird's weaving, I should strongly urge that the coordination of movement lies in the central nervous system alone and is highly independent of afference in general and proprioception in particular. How else could it be that the movements of carrying a blade of grass to the perch, treading on it, reaching for it with the bill under the perch, drawing it through and treading on it again etc etc are performed in exactly the same way whether the bird has got a blade of grass or not.

As to the genetic evidence of what is inherited I agree that our directly genetical material is very scanty. I can only say that we have not been blind to these problems. I think we are, each of us, guilty of thinking the opponent in our discussion much less sophisticated than he really is.

I now come to your final point that students, exposed to what you call « Nativistic Theories » will inhale antifinalistic and antiinductive attitude. The answer is that they don't. A statement which can be proved by very many cases in which the experimental works of young ethologists have forced us to abandon our earlier positions. I must concede to you, however, that, what is not true of our own students, is occasionally true of other scientists not in direct contact with ethological research, particularly of psychoanalysts and psychiatrists. We have forever to fight against their tendency to regard our very hypothetical and very provisional concepts and explanations for gospel truth.

P. P. GRASSÉ. — Il me semble que les thèses soutenues d'un côté par MM. Schneirla et Lehrmann et d'un autre par M. M. Lorenz et Tinbergen sont en réalité moins contradictoires qu'on ne pourrait le croire.

Les aspects du comportement considérés par les deux écoles coïncident rarement et quand ils sont les mêmes, ils sont examinés par les uns et les autres sous des angles bien différents. Une étude exhaustive et non tendancieuse montrerait, nous en sommes convaincu, que les deux thèses sont plus complémentaires l'une de l'autre qu'opposées.

Une autre cause de divergence tient au fait que les animaux étudiés par les uns et les autres appartiennent à des Classes zoologiques très distinctes.

Qu'il me soit permis de dire ici que les entomologistes français, dont les initiateurs furent Réaumur et H. Fabre, ont découvert à peu près tous les principes mis en œuvre par l'École objectiviste. Mais ils ont eu le tort de ne pas les fondre en un corps de doctrine. Mon essai de 1942 sur l'essaimage des Termites et la parade nuptiale est resté totalement ignoré des Objectivistes qui s'intéressent surtout aux Oiseaux, aux Mammifères et, à titre épisodique, aux Insectes.

M. KLEIN. — Nous avons dans notre laboratoire une souche de Souris présentant une mutation se manifestant par une dégénérescence de la rétine et une souche de Lapins (venant de l'élevage de Nachtsheim) dans laquelle tous les individus ont une cataracte. Autant que l'observateur peut en juger, le comportement de ces animaux ne diffère pas du comportement sexuel normal de l'espèce.

O. KOEHLER. — Wenn es heute noch erlaubt ist, von Genetik in dem Sinne zu reden, wie man naturwissenschaftliche Begriffe verstand, bevor sie politisiert wurden, so lehne ich die von Doctor Lehrman zitierte Formulierung ab : « Vererbung reicht bis zur Zygote; alles folgende ist Entwicklung ». Gewiss entwickelt sich die Zygote samt all ihren Merkmalen. Aber sie entwickelt sich, wie die *Phænogenetik* lehrt, in *Zusammenarbeit* von *Genen und Aussenfaktoren.* Korrektur des Lorenz-Beispiels rote Blütenfarbe; unter den verschiedenen Rassen von *Primula sinensis* haben manche ein rein erbliches Rot, eine blüht rot im Zimmer, weiss im Warmhaus. Wärme phaenologiert den rezessiven Erbfaktor für Unterdrückung der Anthocyanproduktion.

Die Verhaltensweisen des Schlüpfens werden nur einmal im Leben durchgeführt, können also nicht erlernt sein. Ein Säugetier, das nicht atmen kann erstickt, bevor es zu atmen « lernte ». Der Vogel *kann* fliegen. Müsste er es lernen, so stürzte er beim ersten Versuch zu Tode. Lachen, Weinen, Schlucken, Niesen, Schnüffeln, Husten, Rufen und Sprechen sind lauter Abwandlungen des Atmens. Für jede ist getrennt zu untersuchen, wie viel davon angeboren, wie viel erlernt ist. Lehrman hat *nicht* erklärt, warum *alle* Artgenossen jede Lorenz'sche Erbkoordination übereinstimmend zeigen. Er weicht auf komplizierte Handlungen aus, nimmt Lorenz' Tatsachen nicht zur Kenntnis. Dabei bleibt seine Kritik völlig unfruchtbar und erweist sich als rein nomenklatorisch. Aber seine Nomenklatur, die den Begriff des Lernens ungebührlich erweitert, ist nicht annehmbar.

H. PIÉRON. — Au moment de clore cette longue discussion, où les points de vue se sont précisés et très utilement rapprochés, je tiens à redire, après le

Professeur Grassé, que, dans ces questions d'instinct, il y a lieu de ne pas se limiter à quelques groupes d'animaux : l'école éthologique française s'est particulièrement adressée aux Hyménoptères, et, de fait, c'est bien chez des Guêpes solitaires qu'on trouve les exemples d'instincts les plus purs. Des femelles préparant, au moyen de comportements complexes, le développement de larves qu'elles ne connaîtront pas, la génération nouvelle présentera les mêmes comportements spécifiques sans avoir jamais eu le moindre contact avec la génération précédente.

Ed. DELEURANCE. — J'indique au Professeur Haldane qu'en ce qui concerne les façons cartonnières il serait possible d'avoir une variable continue dont les valeurs extrêmes seraient 0 et 1. Entre ces deux chiffres, par convention à définir, on pourrait attribuer des valeurs intermédiaires. Ainsi, pour le travail pédicellaire, le Poliste, peut, au retour d'une récolte, ne présenter aucun intérêt pour le pédicelle (valeur 0) ou bien parcourir plus ou moins complètement les différentes étapes ($0 < \text{valeur} < 1$) qui aboutissent normalement au dépôt pédicellaire (valeur 1).

V

ANALYSE EXPÉRIMENTALE DE L'INSTINCT MIGRATEUR DES POISSONS

par

MAURICE FONTAINE

(Paris)

Le titre de ce rapport est certainement trop ambitieux. Il ne s'agit ici que d'un essai d'analyse expérimentale — très fragmentaire d'ailleurs — de l'instinct migrateur des Poissons.

Dans son rapport, M. Viaud distingue parmi les migrations de Poissons celles qui s'effectuent sur un large front, telles les migrations de Harengs, de Maquereaux et les migrations sur des routes définies. Ce sont ces dernières que nous étudierons seules car elles nous paraissent les plus typiques d'un véritable comportement instinctif migratoire.

Il importe d'abord de bien préciser les aspects que nous allons envisager et qui ont suscité des travaux expérimentaux au cours de ces dernières années.

1° Quels sont les facteurs responsables du fait qu'un poisson migrateur, — qui est resté pendant un certain laps de temps sédentaire, — part subitement en migration.

2° Quels sont les facteurs internes qui font que parmi les divers représentants d'un genre déterminé, certaines familles possèdent l'instinct migrateur, d'autres non.

3° L'instinct du « homing » et discussion des mécanismes supposés de ce homing.

Au cours de cette étude, je prendrai fréquemment des exemples près d'un Téléostéen que nous étudions constamment, mes collaborateurs et moi-même, depuis une dizaine d'année : le Saumon, — et accessoirement d'un poisson que nous avons aussi longuement étudié, l'Anguille —.

A. — QUELS SONT LES FACTEURS RESPONSABLES DU FAIT QU'UN POISSON MIGRATEUR, QUI EST RESTÉ PENDANT UN CERTAIN LAPS DE TEMPS SÉDENTAIRE, PART SUBITEMENT EN MIGRATION.

Ces facteurs sont de deux ordres : externe et interne.

Que les facteurs externes interviennent dans le déclenchement des migrations de Poisson, c'est l'évidence même. Telle migration s'effectue de façon massive à telle saison et sous telle ou telle condition météorologique. Le départ des Anguilles vers les Sargasses dans notre pays se produit principalement à l'automne et en hiver, lors des crues et surtout à un moment déterminé du cycle lunaire. Cependant, on peut trouver des individus migrant en des saisons bien différentes. Il en est de même pour le Saumon en France (*Salmo salar L.*) par exemple. Sa remontée dans nos fleuves s'effectue surtout en hiver et au printemps. Mais il arrive qu'on en capture en automne et en été. Il y a donc des facteurs externes favorisant le déclenchement de la migration mais on a bien l'impression que ce sont des facteurs secondaires intervenant après que le poisson ait été préparé physiologiquement à réagir à ces dits facteurs externes par une migration.

Qu'il y ait un état physiologique nécessaire au déclenchement d'une migration déterminée, c'est ce qui ressort du simple examen d'une population de jeunes Saumons dans un secteur localisé de l'un de nos gaves. Parmi eux, les uns migrent à la mer au bout d'un an, d'autres au bout de deux ans, certains, exceptionnellement d'ailleurs, au bout de trois ans. Cependant, au moment où se déclenche la migration, ils semblent tous, dans ce secteur déterminé du gave, soumis aux mêmes influences externes.

Que l'état physiologique soit caractéristique non pas seulement d'un état migratoire, mais de la direction même d'une migration, c'est aussi ce qui résulte d'une simple observation des poissons migrateurs dans la nature, puisque pour des Poissons d'une même espèce, soumis à l'influence des mêmes facteurs externes, *la direction de la migration peut être diamétralement opposée selon l'état physiologique des individus.*

Ainsi, à l'automne, dans les rivières conduisant des étangs littoraux des Landes à la mer, on peut observer, en un même point, des Anguilles argentées descendant, et de jeunes Anguilles remontant. Quand elles se croisent, elles sont soumises exactement aux mêmes conditions (nature chimique des eaux, courant, etc...). Cependant, les unes descendent, les autres montent le courant. La même observation peut être faite chez le Saumon. Il arrive que, dans une même rivière, à la même époque et au même lieu, des Saumons adultes montent, alors que d'autres descendent, à l'état soit de smolt, soit de mended (1). Ceci ne signifie toutefois pas qu'il n'existe pas

certains caractères physiologiques communs à divers états prémigratoires ou migratoires.

Quels sont ces états physiologiques qui font passer le Poisson de l'état sédentaire à l'état migratoire, qui lui confèrent ce mystérieux instinct migrateur? Il est naturel de songer à l'état neuro-endocrinien du fait que ce système joue un rôle très important dans le comportement des autres Vertébrés, du fait aussi que les migrations de Poissons se manifestent souvent soit au début ou au cours d'une maturation génitale, soit à l'issue d'une phase d'accélération de croissance, fréquemment aussi après des modifications de robe ou de morphologie externe plus ou moins frappantes, tous processus liés vraisemblablement à des modifications du fonctionnement neuro-endocrinien. Certaines observations vont d'ailleurs nous permettre de préciser ces liens existant entre système neuro-endocrinien et migration.

Considérons la migration d'avalaison de deux Poissons que nous pouvons étudier dans nos eaux, l'Anguille et le Saumon. Quand approche, pour les individus de ces deux espèces, le moment où ils vont devoir migrer, on peut observer des modifications de robe dont certaines sont bien connues des pêcheurs, par exemple l'argenture tout à fait caractéristique et le noircissement de certaines nageoires comme les nageoires pectorales. L'argenture, c'est-à-dire le dépôt de guanine, la brillance de la livrée, témoignent généralement d'un état sympathicotonique (Murisier) et en particulier d'un actif fonctionnement de la thyroïde. D'ailleurs, de nombreux expérimentateurs ont constaté que l'administration d'hormone thyroïdienne par ingestion ou injection, entraîne l'argenture de diverses espèces. Elle peut entraîner de plus une diminution du glycogène hépatique (Fontaine M., Baraduc M. et Hatey J., 1953). Or, nous avons constaté précisément chez le jeune Saumon en migration d'avalaison (smolt) une teneur très faible en glycogène hépatique par rapport à celle du jeune Saumon sédentaire (parr) (Fontaine M. et Hatey J., 1953). Voici donc quelques observations qui rendent vraisemblable l'existence d'un hyperfonctionnement thyroïdien au moment où le Poisson se prépare à la migration d'avalaison. Voyons les faits qui confirment cette opinion.

Tout d'abord, nous avions signalé voici plus de dix ans (Callamand O et Fontaine M., 1942) que l'Anguille européenne argentée possède une thyroïde plus active, d'après les critères histologiques, que l'Anguille jaune, et ce fait a été confirmé par Bernardi (1942-1943 et 1948). D'autre part, Hoar (1939) sur le Saumon canadien, et Fontaine et Olivereau (1947) sur le Saumon de l'Adour, ont constaté que la thyroïde du smolt présente histologiquement des images d'activité fonctionnelle plus intense que la thyroïde du parr. Ces observations sont donc favorables à cette conception que la migration d'avalaison est précédée d'un hyperfonctionnement thyroïdien. Cet hyperfonctionnement va-t-il crescendo jusqu'à la migration, et celle-ci se produit-

(1) Nous utiliserons les termes anglo-saxons de *parr* (saumonneau porteur d'une robe rappelant celle de la Truite et vivant en eau douce), de *smolt* (saumonneau ayant pris sa robe argentée et se préparant à effectuer ou effectuant sa migration catadrome), de *Mended* (Saumon adulte ayant frayé et repris une robe argentée pour effectuer son second ou troisième voyage en mer).

elle quand il atteint un certain niveau, sensibilisant ainsi le Poisson à certains facteurs externes? Pour le savoir, on ne pouvait plus se satisfaire des seules techniques histologiques dont nous avons d'ailleurs montré récemment que l'utilisation exclusive pouvait conduire à des conclusions erronées (Fontaine M., Leloup J., et Olivereau M., 1953). Nous avons étudié avec soin les diverses étapes de la transformation du parr en smolt, à la fois par les méthodes histologiques, chimiques (microdosage de l'iode dans le sang) et physiques ^{131} I, et voici dans l'ensemble ce que nous avons trouvé (Fontaine M., Leloup J. et Olivereau M., 1952).

D'après les critères histologiques seuls, l'activité de la glande irait croissant du parr au parr-smolt, puis au smolt. On observe, chez celui-ci, une thyroïde exceptionnellement active, très pauvre en colloïde, dont l'aspect rappelle celui des glandes soumises à une intense stimulation hypophysaire.

D'après les dosages chimiques (selon la technique décrite par Lachiver, 1954), nous constatons chez le smolt une iodémie nettement plus élevée que chez le parr, mais si nous étudions la nature de cet iode circulant, nous constatons que cette différence est due essentiellement à une proportion beaucoup plus forte d'iode minéral et il est vraisemblable d'attribuer celle-ci, *pro parte* du moins, à un catabolisme actif de la thyroxine circulante et à une incapacité de la glande de transformer cet excès d'I minéral en I hormonal. De plus la teneur en iode total de la glande thyroïde est minima chez le smolt et avec la proportion d'iode minéral la plus élevée. Ce résultat biochimique conduit donc à penser ou bien que la glande présente une diminution de ses capacités de production d'hormone ou bien que le turnover de l'I y est extrêmement rapide. C'est aussi ce que donne à penser l'emploi du ^{131}I qui montre que la vitesse et l'intensité de la fixation de cet isotope par la glande s'élèvent du parr au parr smolt pour diminuer le plus souvent du parr smolt au smolt. Mais l'injection du radio-iode à des animaux dont les capacités de liaison organique de l'I viennent d'être inhibées par la thiourée, révèle que le pouvoir de concentration de l'I sanguin le plus élevé se trouve chez le smolt (Fontaine et Leloup, 1954). On est donc conduit à admettre que le turnover de l'I à ce stade est très rapide dans la glande.

Toutefois, il faut signaler que les résultats obtenus sur les smolts sont généralement moins cohérents que ceux obtenus sur les parrs. Ainsi les coefficients de variations, calculés pour les valeurs trouvées pour les diverses formes d'iode dans la thyroïde sont plus élevées pour le smolt que pour le parr et le parr smolt. Ce fait traduit probablement chez le smolt un état physiologique instable — une crise dans le développement de l'organisme.

L'aspect histologique de la glande qui révèle alors une très grande activité, le turnover très élevé de l'I, l'appauvrissement de la glande en I (aussi bien minéral qu'organique), la faible valeur du rapport thyroxinémie-iodémie conduisent à supposer chez le smolt un certain déséquilibre entre les exigences de l'organisme en hormone thyroïdienne et les capacités de production de la glande en cette même hormone. Ce déséquilibre accentuerait encore la stimulation hypophysaire déjà très notable chez le parr-smolt. On doit en trouver

témoignage dans l'étude cytologique de l'hypophyse. En effet cette étude montre qu'il y a disparition chez le smolt des cyanophiles abondantes chez le parr (Fontaine M. et Olivereau M., 1949). Ou plus exactement, les cellules elles-mêmes ne sont pas disparues, elles paraissent même toujours actives car on y observe des mitoses et un chondriome filamenteux bien net, mais elles sont totalement dégranulées et la perte de l'affinité tinctoriale traduit sans doute l'absence de tout stockage d'hormone. Il apparaît donc plausible de supposer que ces images peuvent traduire une décharge par l'hypophyse de toute thyréostimuline disponible au fur et à mesure de sa production, décharge qui expliquerait les images d'intense activité de la glande thyroïde.

Ainsi la smoltification correspondrait à une sécrétion importante de thyréostimuline et d'hormone thyroïdienne, la migration à un déséquilibre dans le fonctionnement hypophyso-thyroïdien, sécrétion exagérée, sécrétion encore accrue de thyréostimuline correspondant à une certaine incapacité pour la glande de mettre son rythme de production d'hormone au niveau des exigences métaboliques de l'organisme à ce stade. En quoi ce dernier état peut-il expliquer la migration? Pour le comprendre, il faut rappeler comment se déclenche cette migration.

Le parr ou le parr-smolt se tient à l'affût dans les cailloux, ou bien nage toujours près du lit du gave. Le smolt au contraire quitte les graviers, monte en mi-eau, nage activement en plein courant. On le voit même fréquemment sauter hors de l'eau, et c'est ainsi que les crues printanières l'entraînent vers les eaux marines. Ayant quitté le sol accidenté des gaves, il n'y trouve plus les zones de calme relatif où il pouvait s'abriter du courant trop violent des crues de printemps. En somme, le premier temps de la migration est une agitation motrice qui conduit le smolt à quitter le lit du fleuve et à venir lutter en plein courant.

Mais précisément, chez l'Homme, Bier et Roman (1931) ont décrit des états d'*agitation motrice* et d'hyperémotivité chez des malades présentant une chute du rapport de l'iode organique à l'iode total dans le sang, et Mahaux (1947) les interprète comme une conséquence d'une décharge massive de thyréostimuline. Ainsi pensons-nous qu'une hypersécrétion de thyréostimuline joue un rôle dans le déclenchement de la migration d'avalaison, en déterminant cette agitation motrice qui éloigne le smolt du lit du fleuve. Non seulement le smolt se trouve alors soumis à la force la plus vive du courant, mais ayant quitté le fond, il ne dispose plus d'aucun repère visuel lui permettant de savoir si sa nage suffit à maintenir sa position et, d'après Chapman-Pincher (1948), ce facteur serait à prendre en considération.

Est-ce dire que cette hormone, la thyréostimuline hypophysaire, intervienne seule dans le déclenchement de la migration? Je ne le pense évidemment pas. L'imprégnation de l'organisme par l'hormone thyroïdienne dans les semaines correspondant à la « smoltification » a sans doute joué son rôle dans la sensibilisation de l'organisme à certains facteurs météorologiques, et c'est certainement tout un état complexe neuro-endocrinien qui créé ce

comportement d'agitation inaccoutumé(1). Il est probable que l'état sympathicotonique en général du smolt joue un rôle très important dans le déterminisme de ce comportement, et aussi dans la sensibilisation du jeune Saumon aux facteurs externes.

Voici donc un élément d'une explication du déclenchement d'une migration. L'opinion émise ici selon laquelle le tandem hypophyso-thyroïdien joue un rôle dans l'apparition de ce qu'on nomme l'instinct migrateur est renforcée par le fait que chez d'autres espèces que le Saumon, un lien apparaît entre l'activité thyroïdienne, ses manifestations sur la morphologie externe, et l'apparition d'un instinct migrateur. Par exemple, la smoltification a été observée par Robertson (1948) chez des Truites arc-en-ciel (*Salmo gairdnerii*) de certains cours d'eau du Michigan qui présentent un comportement migratoire caractéristique. Vers l'âge de deux ans, ces Truites arc-en-ciel se réunissent dans les parties basses du fleuve où elles sont nées, et subissent un profond changement de couleur. Les lignes et les tâches sombres de la jeune Truite sédentaire sont remplacées par cet éclat argenté dû en partie au dépôt de guanine sur la surface interne des écailles. Dès que cette transformation est achevée, à l'automne ou au printemps, les Truites argentées migrent dans un grand lac. Or, l'étude histologique de la thyroïde de ces Truites smolts met en évidence, comme chez Salmo salar L. smolt, une hyperactivité thyroïdienne. De plus, il existe dans ces régions des Truites qui restent dans les fleuves toute leur vie et *elles ne prennent pas la livrée argentée.*

J'ai signalé déjà que chez l'Anguille d'eau douce adulte la prémigration était caractérisée par une activation de la glande thyroïde et une argenture de l'animal. La convergence des faits paraît singulièrement convaincante. De plus la comparaison des migrations d'avalaison de l'Anguille et du Saumon ne me semble pas inutile, car au cours de l'étude de ces déterminismes endocriniens, nous devons toujours songer que l'hyperfonctionnement endocrinien que nous étudions spécialement peut n'être qu'un épiphénomène. Il peut fort bien être lié à une autre perturbation endocrine qui varie en même temps que celle-ci et qui est la véritable cause du phénomène. Or, la comparaison des observations faites sur le Saumon et l'Anguille permet, je crois, d'éliminer les hormones génitales du déterminisme de la migration d'avalaison.

En effet, l'Anguille femelle migre alors que les organes génitaux viennent de commencer à se développer de façon notable. Au contraire, le jeune Saumon, le smolt femelle, migre avec des glandes génitales au repos. En ce qui concerne le smolt mâle, les états génitaux les plus variés peuvent être observés, les uns présentent des testicules filiformes et n'ont subi aucune maturation génitale au cours de leur vie en eau douce, les autres ont participé à la reproduction des grands Saumons en décembre-janvier et parmi ceux-ci les uns ont des testicules encore latescents, chez d'autres, les testicules ont considérablement régressé. En ce qui concerne la migration anadrome, le Saumon de l'Adour et la jeune Anguille commencent celle-ci avec des gonades très peu développées (1) alors que certains Saumons du Pacifique l'effectuent immédiatement avant la reproduction, à l'état de maturité génitale. Ainsi cette variabilité de l'état génital au moment des migrations anadrome et catadrome de ces Téléostéens conduit-elle à penser que les hormones génitales ne jouent pas un rôle prépondérant dans leur déterminisme.

(1) Les fonctions interrénaliennes (surrénaliennes) interviennent sans doute également. Signalons simplement l'élévation considérable de la 17-hydroxycorticostéroïdémie au cours de la smoltification (FONTAINE (M.) et HATEY (J.), 1954).

Cet exemple étant donné d'une modification d'un fonctionnement neuroendocrinien pouvant déclencher pro parte une migration, nous allons envisager la seconde question que nous avions posée.

B. — QUELS SONT LES FACTEURS INTERNES QUI FONT QUE PARMI LES DIVERS REPRÉSENTANTS D'UN GENRE DÉTERMINÉ, CERTAINES FAMILLES POSSÈDENT L'INSTINCT MIGRATEUR, D'AUTRES NON.

En effet, parmi les Salmonidés, parmi les Clupéidés, par exemple, il est des espèces sédentaires et des espèces migratrices. Peut-on tenter de comprendre quelles sont les différences qui peuvent être responsables du fait que telle espèce est migratrice et telle autre sédentaire? Sans doute des facteurs génétiques sont-ils en jeu, mais il est permis de se demander par quel mécanisme physiologique interviennent ces facteurs génétiques. Cette seconde phase des recherches est fort peu avancée, et l'on ne doit pas s'en étonner car on conçoit le temps nécessité par l'étude d'un fonctionnement endocrinien chez de nombreuses espèces, mais cependant nous possédons déjà quelques informations utiles. Il apparaît d'abord que, dans la nature, les jeunes Truites holobiotiques de nos rivières présentent bien au printemps une légère argenture mais qui est loin d'atteindre la smoltification du jeune Saumon. J'ai alors demandé à M. Olivereau d'examiner les thyroïdes de Truites (*Salmo fario*) capturés en même temps que les jeunes Saumons (parrs et smolts), c'est-à-dire aux mêmes saisons et dans les mêmes régions et cette étude histologique révèle une modification saisonnière qui n'atteint pas — non plus — celle du smolt (Olivereau M., 1953). On a donc l'impression de variations cycliques comparables *qualitativement* mais nettement différentes *quantitativement* chez ces deux espèces. D'autre part, l'étude des iodémies de quelques Poissons migrateurs potamotoques saignés lors de leur remontée dans les fleuves nous apporte une confirmation de ce fait, à une autre étape de la migration (Fontaine M. et Leloup J., 1952).

Les valeurs réunies dans le tableau ci-dessous et qui portent sur trois migrateurs amphibiotiques potamotoques ont été obtenues sur ces migrateurs capturés *alors qu'ils remontent les fleuves pour gagner* les frayères, c'est-à-dire

(1) Toutefois le Président du Syndicat des Pêcheurs de Bayonne, M. CHARBONNIER, nous a dit avoir exceptionnellement observé des Saumons femelles avec des ovaires très développés dans les captures de Saumon de montée faites en ce lieu.

alors qu'ils jeûnent et en eau douce (deux conditions favorables à une basse iodémie) et cependant il apparaît que ces iodémies atteignent des valeurs plus élevées que celles des Poissons holobiotiques, plus élevées mêmes que celles des holobiotiques marins capturés en mer et saignés en période de nutrition. De plus, si l'on calcule les coefficients de variation des valeurs représentant les iodémies totale, protéique, et thyroxinienne, d'une part pour les espèces de migrateurs amphibiotiques, d'autre part, pour les espèces holobiotiques, on constate que les coefficients de variation sont plus élevés pour les migrateurs amphibiotiques que pour les holobiotiques.

IODE TOTAL, ORGANIQUE ET THYROXINIEN DU PLASMA
DES POISSONS TELEOSTEENS

(en µg. pour cent cm³)
(M. FONTAINE et J. LELOUP, 1952)

Ordre ou espèce.	*Iode total.*		*Iode organique.*		*Iode thyroxinien.*	
	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.
Téléostéens d'eau douce . .	4,5	46	1	15	1	19
Téléostéens marins	15	91,5	6	35	1	19
Téléostéens potamotoques capturés en eau douce lors de leur migration anadrome :						
a) Saumon atlantique	36	257	10	80	10	25
b) Truite de mer.........	260	576	54	109	65	101
c) Grande Alose	248	2300	17,2	70	16,8	40

Il faut donc admettre que ces Poissons migrateurs amphibiotiques possèdent, lors de leur migration anadrome, un tonus thyroïdien d'une part qui peut atteindre un niveau de fonctionnement plus intense que celui des espèces holobiotiques et, d'autre part, qui présente des fluctuations plus considérables, prenant souvent le caractère de véritables crises d'hyperthyroïdie.

Ainsi, ces premiers résultats tendent-ils à montrer que les migrateurs sont des espèces dont le cycle hypophyso-thyroïdien, ou plus vraisemblablement le cycle d'activité neuro-endocrinienne, présente des fluctuations plus accusées que celles des espèces sédentaires et que les migrations se produisent à des moments où ces fluctuations atteignent un niveau tel qu'elles entraînent certains hyperfonctionnements ou disfonctionnements neuro-endocriniens mettant en rupture d'équilibre l'organisme et le milieu ou sensibilisant cet organisme aux variations des facteurs météorologiques. Si, en physiologiste, nous envisageons surtout les facteurs internes qui, jusqu'à une date récente, ont été beaucoup trop négligés, il est bien évident qu'on ne saurait tenir pour négligeable l'intervention des facteurs externes.

Revenons un instant à cette migration d'avalaison du jeune Saumon ou smolt que nous suivons attentivement depuis de nombreuses années dans les gaves pyrénéens. Certaines années, les smolts descendent par petits paquets, d'une façon plus ou moins continue, et il semble que rien ne s'oppose à admettre que ces jeunes Saumons argentés descendent au fur et à mesure qu'est achevée leur préparation physiologique. Mais *plus souvent encore*, au printemps, pendant plusieurs jours ou plusieurs semaines, les eaux du gave sont égales et nous n'assistons à aucune descente notable quand brusquement au simple signal d'une crue, même légère, c'est un véritable déboulé massif de dizaines de milliers de smolts. Il est difficile d'admettre que leur préparation physiologique à l'état de migrateurs a été terminée juste à cette heure H et il est plus rationnel de penser que cette préparation s'est achevée au cours des jours ou des semaines qui précèdent la migration et que c'est la variation plus ou moins brusque des facteurs externes (crue, chute de pression barométrique) qui déclenche la migration d'individus physiologiquement préparés, variation qu'on peut comparer à l'étincelle qui met le feu aux poudres.

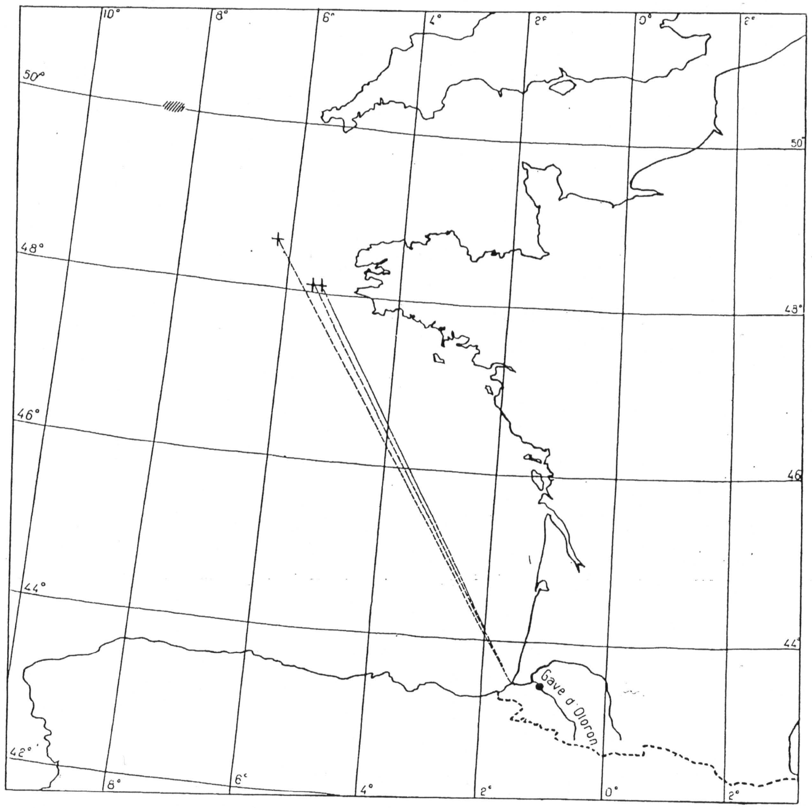
Sans doute cette préparation physiologique dépend-elle, elle-même, des facteurs externes (température et luminosité), puisqu'elle se produit toujours à la même saison, au printemps, et que dans certains cas, les facteurs précités semblent bien susceptibles d'agir pour hâter ou retarder la date de la migration, mais si, parmi toute une même classe de parrs, certains seulement présentent cette smoltification et migrent, si les Truites qui se trouvent dans cette même zone de gave soumises aux mêmes influences externes ne migrent pas, c'est bien qu'il existe, à l'origine, un facteur interne qui sensibilise l'organisme aux facteurs externes, tant pour la préparation de l'état migratoire que pour le déclenchement de la migration.

C. — L'INSTINCT DU « HOMING » ET DISCUSSION DES MÉCANISMES SUPPOSÉS DE CE « HOMING »

Enfin, le propre des migrations que nous étudions ici est d'être orientées, au sens le plus large du terme. Y a-t-il chez les Poissons un sens de l'orientation comparable au sens qui semble bien exister chez certains Oiseaux et, dans l'affirmative, comment peut-on l'expliquer?

Reprenons, si vous le voulez bien, le même exemple que celui que nous avons pris précédemment, celui du jeune Saumon migrant vers la mer. On peut admettre que la phase fluviale de cette migration est passive, puisqu'elle se fait dans le sens du courant. Mais parvenu en mer, le jeune Saumon fait de la route. Il ne reste pas, comme on l'avait supposé, peut-être un peu pour éluder les difficultés, à proximité immédiate de l'estuaire. Il part fort loin, à plusieurs centaines de kilomètres et il semble qu'une population donnée se dirige vers une aire marine déterminée qu'on peut appeler l'aire d'engraissement du Saumon. Je signale ici les résultats obtenus ces dernières années

en France par l'ingénieur Vibert (1953) à la suite de marquages de smolts effectués dans le Gave d'Oloron. Les smolts sont marqués chaque année lors de leur migration d'avalaison. Or trois smolts en tout ont été repris en mer sur plus de trois mille individus marqués, et voici l'emplacement de ces reprises (Carte I jointe, d'après R. Vibert). Vous voyez qu'il y a une chose remarquable, c'est la concordance étonnante de ces trois migrations en direc-



Carte I

tion, et aussi en vitesse de migration. En effet, si l'on calcule la vitesse apparente de migration, on arrive pour ces trois smolts aux valeurs suivantes : 27, 28 et 29 kilomètres par jour. D'autre part, l'aire marquée dans le nord-ouest de la direction suivie par les smolts correspond à une zone où, ces dernières années, ont été capturés, par les bateaux de Douarnenez pêchant le maquereau aux filets dérivants, de nombreux Saumons adultes. On peut donc émettre l'hypothèse que ces jeunes smolts se rendent vers une aire d'engraissement située à l'ouest de la Grande-Bretagne. Ceci n'est qu'une

hypothèse mais ce qui est certain, c'est que ces smolts se sont éloignés considérablement de l'embouchure de leur rivière natale. Cette constatation est d'ailleurs en accord avec les données de divers auteurs, par exemple avec celles de Alm (1934) dans la Baltique qui observe des migrations jusqu'à plus de 800 kilomètres du lieu de marquage, de Knut Dahl et Somme (1935), qui observent des déplacements de plus de 1 000 kilomètres en mer du Nord, etc... Mais, lors de tous ces marquages, un très faible pourcentage des Poissons marqués est repris et l'on s'est demandé si les retours enregistrés à la rivière natale n'étaient pas le fait de certains individus n'ayant pas quitté le voisinage de l'estuaire, les autres individus, correspondant aux captures lointaines que je viens de citer, s'étant égarés et ne revenant pas à leur rivière natale. Quelques faits prouvent que cette interprétation ne peut être retenue Ce sont ceux concernant des Saumons marqués en rivières, qui ont été pris fort loin en mer, puis qui furent relâchés et ensuite capturés définitivement dans leur rivière d'origine. De tels exemples ont été donnés par Huntsman (1942) sur le Saumon de l'Atlantique et par Pritchard (1944). Ainsi Huntsman cite le cas d'un smolt marqué en 1938 dans la rivière Northeast Margaree au Canada ; en juin 1940, il est repris au large de Bonavista sur la côte est de Terre-Neuve, à plus de 1 000 kilomètres de là. Il est remarqué, relâché, et, quatre-vingt-seize jours plus tard, capturé pour la troisième fois dans le Northeast Margaree. Ainsi la preuve est-elle faite aujourd'hui, que le Saumon peut, tout en s'éloignant à de grandes distances de sa rivière natale, retrouver celle-ci. Les travaux de nombreux auteurs ont montré que le Saumon revient non seulement au bassin fluvial de sa naissance, mais aussi à l'affluent où il est né, et enfin les récents travaux de Thompson (1951) prouvent que certaines races au moins de Saumons (les Saumons pacifiques nordiques) reviennent non seulement à leur rivière d'origine, mais à la zone même de frai qui les a vu naître.

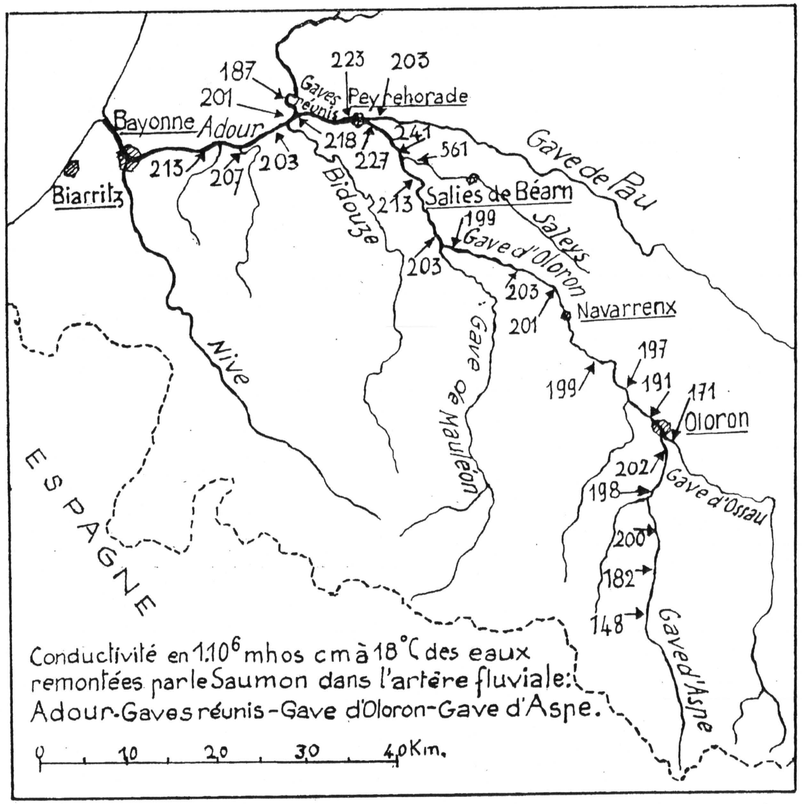
Cette précision du « homing » est surprenante, mais semble bien établie pour certaines races de Saumon. Le homing semble d'ailleurs exister aussi chez l'Alose (Hollis, 1948). Toutefois, le Saumon ne manifeste pleinement le sens du homing que quand il est né, dans la rivière, dans des conditions naturelles. Une population d'alevins transplantée ne revient pas toujours au fleuve qu'elle a quitté. En Nouvelle-Zélande, par exemple, un pourcentage, assez faible d'ailleurs, de Saumons quinnat, issus d'un déversement d'Alevins dans la rivière Vaitaki, ne revint pas seulement dans cette rivière, mais se dispersa dans les bassins fluviaux avoisinants (Hefford, 1929, Calderwood, 1931). Il semble que la précocité de la transplantation soit favorable à la manifestation du homing.

Il est donc généralement admis aujourd'hui que le sens du homing existe dans le cas des peuplements naturels, et nous devons tenter d'en comprendre le mécanisme. Plusieurs explications ont été plus ou moins nettement proposées, souvent de façon assez vague, car leurs auteurs en ont généralement senti toute la fragilité.

Voyons au préalable les facteurs pouvant inciter le Saumon adulte

— en mer — à quitter ce milieu et à entreprendre la grande migration de retour vers la rivière natale. On a rappelé pour expliquer le départ du Saumon de l'eau de mer vers l'eau douce que certains hyperfonctionnements neuro-endocriniens sont peut-être susceptibles d'entraîner une perturbation de l'osmorégulation, et en particulier que l'alimentation d'Épinoches vivant en eau de mer par de la poudre de glande thyroïde desséchée perturbe l'osmorégulation vis-à-vis d'un milieu extérieur hypertonique au milieu intérieur (Koch et Heuts, 1942). On pouvait donc supposer qu'un hyperfonctionnement thyroïdien déclencherait chez le Saumon la recherche d'eaux moins salées. A l'appui de cette hypothèse, deux faits : il apparaît bien que le Saumon est attiré par les eaux de faible salinité, car le maximum de la montée se place aux époques de hautes eaux. D'autre part, quand nous capturons le Saumon au début de sa montée près de l'estuaire, nous lui trouvons une thyroïde histologiquement très active et un milieu intérieur riche en hormone thyroïdienne. Mais ceci n'est pas une preuve absolue de l'hyperfonctionnement thyroïdien en mer au moment où le Saumon se dirige vers l'estuaire, M. Olivereau (1948) ayant observé que le passage d'eau de mer en eau douce déterminait selon les critères histologiques une activation de la thyroïde et Gorbman (1954) ayant constaté que la captation de ^{131}I par la thyroïde du *Fundulus* est accrue quand celui-ci passe d'eau de mer en eau douce. *D'autre part, même s'il en est bien ainsi, de nombreuses difficultés se dressent dès qu'on veut invoquer la recherche d'eaux moins salées pour expliquer le homing.* Divers auteurs ont signalé en effet l'étonnante sensibilité qu'il faudrait au Poisson pour déceler l'existence d'un gradient de salinité à son contact même. Les travaux de Krinner (1935) et de Bull (1937) notamment, ont permis de connaître la sensibilité de certaines espèces au chlorure de sodium, mais les limites de sensibilité trouvées, bien que très faibles, représentent des écarts de gradient qui, pour bien des milieux parcourus par des poissons migrateurs, ne sont réalisés que sur plusieurs centaines de mètres ou même sur plusieurs kilomètres. Par ailleurs, il est bien difficile de concevoir l'existence d'un gradient de salinité régulièrement décroissant guidant le Saumon vers sa rivière natale quand ce trajet représente une distance de l'ordre de 1 000 kilomètres et quand, comme c'est le cas, pour certaines migrations, ce trajet passe apparemment devant plusieurs estuaires avant d'atteindre celui de la rivière natale. D'ailleurs, sur les côtes de Norvège, Somme (1946) a trouvé, dans les mêmes aires marines que les Saumons norvégiens, des Saumons écossais. Ceux-ci ne remontent pourtant pas les fleuves norvégiens, bien qu'ils en subissent les mêmes attractions que les Saumons norvégiens, mais repartent vers l'Écosse. Enfin, pour en terminer avec cette question de gradient de salinité, je rappellerai que l'hypothèse avait été émise que dans la migration anadrome fluviale qui suit l'entrée dans les eaux douces, le Saumon adulte était guidé par un gradient de salinité décroissant, et que Marlier en 1945 avait cru apporter des arguments en faveur de cette opinion. Avec Vibert (1953), nous avons fait justice de cette hypothèse en étudiant avec soin et à maintes reprises la conductivité électrique des eaux sur le trajet suivi par la majorité des Sau-

mons de l'Adour (Carte II). Nous avons constaté d'une part que, du fait de l'arrivée des eaux exceptionnellement salées d'un affluent qui accroît brusquement la salinité des eaux du Gave, laquelle décroît ensuite progressivement vers l'aval jusqu'à 25 kilomètres de l'estuaire pour augmenter à nouveau, du fait donc de cette particularité, le Saumon remonte dans les gaves réunis et sur une vingtaine de kilomètres un gradient de salinité croissant; d'autre part, à deux reprises, ayant le choix entre deux fleuves de salinité différente,



CARTE II

la majorité des Saumons choisit le fleuve dont la salinité est la plus élevée; enfin, les frayères ne se trouvent pas localisées dans une zone minimum de salinité comme l'avait supposé Marlier.

Pour expliquer le choix, parmi les divers affluents, de celui correspondant à la rivière natale, le sens olfactif a été mis en cause. Déjà, en 1926, Craigie avait marqué cinq cents Saumons dont la moitié avait subi une section des nerfs olfactifs et il avait paru à cet auteur qu'une telle opération pouvait perturber le déroulement de la migration, mais en fait, les résultats obtenus nous apparaissent assez peu démonstratifs. Plus récemment, Hasler et Wisby

(1951) ont apporté des arguments nouveaux en faveur de l'hypothèse selon laquelle le sens olfactif peut être responsable du homing. Hasler et Wisby, expérimentant l'Hyborhynchus notatus Raf. ont montré que les individus de cette espèce étaient capables de distinguer les odeurs de deux fleuves différents.

Il s'agit bien d'une sensibilité olfactive puisque la destruction de l'épithélium olfactif par thermocautère supprime cette faculté de discrimination. Par ailleurs, la substance active est contenue dans la portion de l'eau distillant sous vide à 25° C, et est donc vraisemblablement une substance volatile. Que cette faculté soit capable de jouer dans le homing du Saumon, les auteurs en voient la preuve dans le fait que les Poissons entraînés jeunes sont capables de distinguer les deux eaux après cessation de l'entraînement plus longtemps que les Poissons âgés. D'autre part, les premières expériences des auteurs sur le Saumon indiquent que celui-ci possède un sens olfactif très aigu (1) et comme il subit dès son plus jeune âge l'action des eaux, Hasler et Wisby (1951), estiment qu'on peut admettre une « mémoire » de cette odeur se maintenant pendant plusieurs années de vie en mer. Tout récemment enfin, Wisby et Hasler (cité par Hasler 1954) ont capturé des Saumons sexuellement mûrs dans deux bras différents de l'Issaquah River et les ont transportés en aval de ce confluent, les uns sans traitement, les autres après que leur sac olfactif ait été bouché avec du coton. La grande majorité des animaux normaux étaient repris dans l'affluent qui avait été une première fois choisi. Mais la répartition des individus dont le sac olfactif avait été bouché s'effectuait tout à fait au hasard. Hasler voit dans ce résultat une nouvelle preuve du rôle important de l'olfaction dans le mécanisme du homing. Les expériences de ces auteurs sont fort intéressantes et nous permettront peut être de comprendre comment, parvenu dans un bassin fluvial donné, le Saumon peut reconnaître l'affluent où il est né, mais ce mécanisme ne me semble guère pouvoir expliquer qu'un Saumon, ayant parcouru plus de 1 000 kilomètres dans les eaux marines retrouve une zone déterminée d'estuaire. On a songé alors à faire appel à un sens de la position géographique ou à un sens de la direction et la question a été discutée en ce qui concerne l'Anguille. Määr (1947), à la suite de l'étude des migrations de cette espèce dans la Baltique, conclut que les Anguilles suivent une certaine direction générale qui est nord 120° ouest, cette direction étant naturellement provisoirement modifiée quand elles rencontrent une terre émergée qu'elles doivent alors contourner. Deedler (1949) s'est posé la question suivante : les Anguilles possèdent-elles un sens de la position géographique ou un sens de la direction?

Si les Anguilles possédaient un sens de la position géographique, elles tendraient sans doute à atteindre le but (la mer des Sargasses) par le plus court chemin qui existe, c'est-à-dire par un grand cercle comme le font les

(1) Le sens olfactif du Saumon serait, à l'égard de l'odeur de la peau humaine, d'une étonnante acuité (Brett (J. R.) et Mac Kinnon (D.), 1952) et aussi vis-à-vis de la peau de certains prédateurs (Phoque à fourrure et Otarie) (Alderdice, Brett, Idler, Fagerlund (1954).

paquebots qui suivent ce grand cercle ou plus exactement un polygone inscrit dans un grand cercle. Les Anguilles de la Baltique qui suivraient donc l'arc du grand cercle passant par cette région et par la mer des Sargasses, partiraient selon une direction nord 80° ouest, direction qu'elles modifieraient au fur et à mesure de leur déplacement. Au contraire, si elles sont pourvues d'un sens de la direction, elles doivent suivre une route qui fait un angle constant avec les méridiens : c'est ce qu'on appelle la ligne loxodromique, et dans le cas des Anguilles partant de la Baltique, l'angle de cette route pour les Sargasses est nord 120° ouest. Comme cette valeur correspond tout à fait avec la valeur trouvée par Määr comme sens de direction d'après ses marquages, Deelder en conclut qu'il ne peut y avoir là une coïncidence, et que les Anguilles sont douées d'un sens de la direction. Signalons d'ailleurs que les très rares captures d'Anguilles argentées faites en mer sont favorables à cette conception selon laquelle ces Anguilles suivent la ligne loxodromique : car c'est au voisinage d'une telle ligne que de telles captures ont été effectuées (au voisinage des Açores et au sud de la Cornouailles).

Mais quel peut être le support physiologique de ce sens? Beecher (1952) a récemment étendu aux Poissons et complété l'hypothèse de Ising (1946) établie pour les Oiseaux migrateurs, selon laquelle ce serait les canaux semi-circulaires. Selon Beecher ils joueraient le rôle du cap-compas bloqué pour une direction imposée, comparable à celui installé dans les avions disposant d'un appareil d'auto-guidage. De même que dans les appareils modernes, les divers éléments de l'oreille interne ne trouveraient d'équilibre satisfaisant que lorsque l'animal se déplace à la surface de notre planète selon une direction bien précise. Cette thèse n'a jusqu'ici été discutée que par les ornithologistes. et c'est pourquoi je laisserai le soin de la discuter s'il le juge bon à M. Kramer. Chez les Poissons elle n'a suscité aucune expérience et est donc en dehors de cette analyse expérimentale de l'instinct migrateur des Poissons dont j'ai été chargé.

Mais, pour conclure, je voudrais signaler que les voies de recherches qui m'apparaissent actuellement comme devant être les plus fructueuses sont les suivantes :

D'une part, étendre nos connaissances sur les diverses modifications des fonctionnements neuro-endocriniens qui réalisent l'état prémigratoire et chercher quels sont ceux qui sensibilisent le Poisson aux facteurs externes déclenchant, et, dans certains cas au moins, orientant la migration ;

D'autre part, aborder expérimentalement ce problème de physiologie sensorielle très important que constitue le homing, c'est-à-dire le retour à la frayère natale. Ceci est sans conteste le plus difficile, pour nous européens du moins, car il exige des moyens très importants, étant donné le nombre considérable d'individus sur lesquels il faudrait travailler pour que les résultats obtenus soient significatifs. J'espère néanmoins que cette modeste mise au point stimulera les travaux dans ces diverses directions et qu'elle aura ainsi marqué une étape utile dans l'évolution de nos connaissances sur l'instinct migrateur des Poissons.

BIBLIOGRAPHIE

1954. ALDERDICE (D. F.), BRETT (J. R.), IDLER (D. R.), FAGERLUND (U.). — Further observations on olfactory perception in migrating adult coho and spring Salmon. Properties of the repellent in mammalian skin. *Progress Rep. Pacific Coast Stat. Fish. Res. B. Canada*, vol. 98, p. 10-12.

1934. ALM (G.). — Salmon in the Baltic Precints. *Cons Int. Expl. Mer.* Rapports et P. V., vol. 92, p. 63.

1952. BEECHER (W. J.). — *The scientific Monthly*, vol. 75, n° 1.

1943. BERNARDI (C.). — Correlazioni tra ipofisi, tiroide e gonadi nelle anguille gialle e argenttne *Atti Ist. veneto. Cl. sci mat. nat.*, vol. 102, p. 677-683. — 1948. Correlazioni dell'ipofisi e della tiroide con lo stato di maturazione delle gonadi nelle anguille gialle e argentine. *Riv. Biol. Ital.*, vol. 40, p. 186-228.

1931. BIER (A.) et ROMAN (W.). — Das Wesen der postoperativen Reaktion bei *Marbus Bassedowii* nach thyroïdektomie. *Z. Klin. Med.*, vol. 118, p. 15.

1952. BRETT (J. R.) et MACKINNON (D.). — Some observations on olfactory perception in migrating adult coho and spring Salmon. *Progress Rep. Pacif. Coast Stat. Fish. Res. Bd. of Canada*, vol. 90, p. 21-33.

1937. BULL (H. O.). — Studies on conditioned responses in fishes. Part. 8. Discrimination of salinity changes by Marine Teleosts. *Rep. Dove Marine Lab.*, 3° Sie, n° 5, p. 19-35.

1931. CALDERWOOD (W. L.) — *Salmon hatching and Salmon migration.* London, 95 p.

1942. CALLAMAND (O.) et FONTAINE (M.). — L'activité thyroïdienne de l'Anguille au cours de son développement. *Arch. Zool. exp. et gén.*, vol. 82, p. 129-136.

1948. PINCHER (C.). — *New light on smolt migration.* Angling, vol. 10, n° 51, p. 1448.

1926. CRAIGIE (E. H.). — A preliminary experiment upon the relation of the olfactory sense to the migration of the sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum). *Trans. roy. Soc. Canada*, vol. 20, p. 215-224.

1935. DAHL-KNUT et SOMME (S.). — Experiments in Salmon marking in Norway 1935. *Skr. norske Vidensk. Akad. Mat. naturnkl.*, n° 12, 2e Bd., p. 1-27.

1949. DEELDER (C. L.). — On the orientation of migrating animals *Bijdrazen Tot. de Dierkunde.* vol. 28, p. 503-504.

1951. FONTAINE (M.). — Sur la diminution de la teneur en chlore du muscle des jeunes saumons (smolts) lors de la migration d'avalaison *C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. 232, p. 2477-2479.

1953. FONTAINE (M.), BARADUC (M.) et HATEY (J.). — Influence de la thyroxinisation sur la teneur en glycogène du foie des Poissons Téléostéens. *C. R., Soc. Biol.*, vol. 147, p. 214-216.

1953. FONTAINE (M.) et HATEY (J.). — Contribution à l'étude du métabolisme glucidique du Saumon (*Salmo salar* L.) à diverses étapes de son développement et de ses migrations. *J. Physiol. comp. et oecol.*, vol. 3, p. 37-52.

1954. FONTAINE (M.). et HATEY (J.). — Sur la teneur en 17-hydroxycorticostéroïdes du plasma de Saumon (*Salmo salar* L.). *C. R. Ac. Sc.*, Paris, vol. 239, p. 319-321.

1952. FONTAINE (M.) et LELOUP (J.). — Iodémie et thyroxinémie élevées des Poissons Téléostéens migrateurs amphibiotiques. 2e *Congrès Int. de Chim. Biol.*,. Paris (juill. 52), p. 53.

1954. FONTAINE (M.) et LELOUP (J.). — Recherches inédites.

1952. FONTAINE (M.), LELOUP (J.) et OLIVEREAU (M.). — La fonction thyroïdienne du jeune Saumon, *Salmo salar* L. (parr et smolt) et son intervention possible dans la migration d'avalaison. *Arch. des Sci. Physiol.*, vol. 6, p. 83-104. — 1953. De la nécessité de l'emploi des techniques convergentes pour l'étude de la fonction thyroïdienne chez les Poissons. Vol. du *Congrès Int. de Physiol. de Montréal* (sept. 53), p. 356-357.

1947. FONTAINE (M.) et OLIVEREAU (M.). — La glande thyroïde du Saumon atlantique (*Salmo salar* L.) femelle au cours de sa vie en eau douce. *C. R. Ac. Sc.*, vol. 224, p. 1660-1662. — 1949. L'hypophyse du Saumon (*Salmo salar* L.) à diverses étapes de sa migration. *C. R. Ac. Sc.*, vol., 228, p. 772-774.

1952. FONTAINE (M.) et VIBERT (R.). — Migration fluviale anadrome du Saumon (*Salmo salar* L.) et gradient de salinité. *Ann. Stat. centr. Hydrobiol. appliquée*, vol. 4, p. 339-346.

1954. GORBMAN (A.) et BERG (O.). — Communication personnelle.

1954. HASLER (A. D.). — Odour perception and orientation in Fishes. *J. Fish. Res. Bd. Canada.*, vol. 11 (2), p. 107-129.

1951. HASLER (A. D.) et WISBY (J. W.) — Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behaviour. *American Naturalist*, vol. 85, p. 223-238.

1929. HEFFORD (A. E.). — Reports on Fisheries. *Marine Dept. N. Z.* (Cité par HOBBS, 1948).

1948. HOLLIS (E. H.). — The homing tendency of shad. Sciences, vol. 108, p. 332-333.

1939. HOAR (W. S.). — The thyroid gland of the Atlantic Salmon. *J. Morph.*, vol. 65. p. 257-295.

1953. HOAR (W. S.). — Control and timing of fish migration. *Biol. Rev.*, vol. 28, p. 437-452.

1942. HUNTSMAN (A. G.). — Return of a marked Salmon from a distant place. *Science*, vol. 95, n° 2467, p. 381.

1946. ISING (G.). — The physical possibility of a biologica sense of orientation based on the rotation of the earth. *Ark. Math. Astrophys.*, 32 A, n° 18, p. 1-23.

1942. KOCH (H. J.) et HEUTS (M. J.). — Influence de l'hormone thyroïdienne sur la régulation osmotique chez *Gasterosteus aculeatus*, forme gymnurus Cuv. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, vol. 73, p. 165-172.

1935. KRINNER (M). — Uber die Geschmacksempfindlichkeit dem Ellritzen. *Zeit. Vergl. Physiol.*, vol. 21, p. 317-342.

1954. LACHIVER (F.). — Etude du microdosage de l'iode par la méthode catalytique. *Thèse Fac. Sc., Paris.*

1947. MÄÄR (A.). — Uber die Aalwanderung in Baltischen Meer auf grund der Wanderaalmarkierungsversuche im finnischen und livischen Meerbusen i. d. j. Kungl. *Lantbruksstyrelsen.*, n° 27, p. 7-56.

1947. MAHAUX (J.). — *Essai de Physiopathologie thyro-hypophysaire.* Masson Ed. 267 p.

1945. MARLIER (C.). — Observations sur la conductivité électrique des eaux courantes de Belgique. *Annales Soc. roy. Belg.*, vol., 76, p. 100-107.

1920-1921. MURISIER (P.). — Les pigments mélaniques de la Truite (Salmo lacustris L.) et le mécanisme des variations quantitatives sous l'influence de la lumière. *Revue suisse de Zool.*, vol. 28, p. 45-97; 149-195; 243-299.

1948. OLIVEREAU (M.). — Influence d'une diminution de salinité sur l'activité de la glande thyroïde de 2 Téléostéens marins, *Muraena helena* L. et *Labrus bergylta* Asc., *C. R. Soc. Biol.*, vol. 142, p. 176.

1953. OLIVEREAU (M). — Hypophyse et glande thyroïde chez les Poissons. Étude histophysiologique de quelques corrélations endocriniennes en particulier chez *Salmo salar. Thèse Fac. Sc., Paris.*

1944. PRITCHARD (A. L.). — Return of two marked Salmon *(Oncorhynchus gorbuscha)* to the natal stream from distant places in the sea. *Copeia*, n° 2, p. 80-82.

1948. ROBERTSON (O. H.). — The occurrence of increased activity of the thyroïd gland in rainbow trout at the time of transformation from parr to silvery Smolt. *Physiol. Zool.*, vol., 21, p. 282-295.

1946. SOMME (S.). — Den Norske Laksestamme. *Landbruksdepartmentets Smas krift.* Nr., vol. 93, p. 24.

1951. THOMPSON (W. F.). — An outline for Salmon research in Alaska. A talk for the Int. *Council for the Exploration of the sea.* Mimeographed, 49 p.

1953. VIBERT (R.). — Voyages maritimes des Saumons et retour à la rivière natale. *Bull. Fr. de Pisciculture*, vol. 170, p. 5-23.

DISCUSSION

M. KLEIN. — J'ai éprouvé la plus vive satisfaction à lire et à écouter la communication de M. Fontaine qui constitue, à mon avis, une admirable démonstration de méthodologie biologique. M. Fontaine met en œuvre des méthodes d'investigation et des techniques d'exploration les plus diverses et les plus variées, méthodes convergeant toutes sur le même problème à étudier. Les résultats auxquels il aboutit sur les régulations neuroendocriniennes chez les Poissons sont un réconfort pour l'endocrinologiste s'occupant des Mammifères et de l'homme et font apparaître l'espoir que nous ne sommes pas si éloignés que semblent le faire paraître les différences entre espèces des « généralisations lumineuses » au sens de Claude Bernard.

TC. SCHNEIRLA. — First, let me express my appreciation of the excellent work on which the stimulating discussion of Prof. Fontaine is based. Clearly, solid progress has been made in the investigation of organic processes underlying migration in various fishes and particularly the salmon.

It is to be hoped that our evidence concerning the role of external conditions may advance correspondingly. My first question to Prof. Fontaine is in that connection, concerning the relationship between organic condition and the external milieu during an emigration. Current theories do not seem to represent adequately the depth, and complexity which the relationship may involve. Certainly, the influence of the external situation cannot be adequately represented as a set of incidental, trigger stimuli touching off preestablished responses. The migratory adjustments have evolved in intimate connection with complex external conditions, which now may have the twofold role of aiding to generate the organic condition characteristic of any stage in the succession and of directing the externalised responses to which it leads. I have in mind here the evidence for responses to environmental stimulative gradients at the outset of the upstream movement, or the variability in movements according to time of day in the downstream movement, which suggests a close relationship between organism and milieu not represented adequately by a concept of « trigger stimuli ».

A related question I have for Prof. Fontaine concerns what his thoughts may be with regard to the possible differences between external conditions bearing upon approach to the river system and at the entrance and the stimuli involved in differential responses at branches once the river system has been entered.

A last question concerns the mechanism of response to current. What is Prof. Fontaines's opinion of the hypothesis that in the initial phase of the stream ascent persistent responses against current (e. g. in the salmon) may be based upon a counter-irritation effect which facilitates a conditioned response to the current pressure? The idea I am asking about is that at the time the stream is entered by the salmon, movements which head the fish into the current furnish greater cutaneous stimulation to the sensitive anterior body, tending to reduce an internal disturbance (tissue-irritation effect) effective at sexual maturity. Might not such a combination of effects contribute both a conditioned swimming against current pressure and perhaps also a swimming against apparent visual movement of the bottom?

M. FONTAINE. — Je suis entièrement d'accord avec M. Schneirla sur le fait que les rapports entre milieu extérieur et organisme au cours d'une migration sont extrêmement complexes et qu'ils ne peuvent pas se décomposer actuellement en simples stimuli et déclenchements. Le terme « déclenchement » (de migration) que j'ai employé a été utilisé dans le sens le plus banal pour indiquer simplement la phase initiale de la migration.

Le stimulus chimique ou osmotique de l'eau douce peut jouer pour guider le Saumon vers un système fluvial, mais il ne doit pas jouer seul, sans quoi on observerait plus d'erreurs qu'on n'en constate en réalité dans le cas d'estuaires voisins. Il faut donc sans doute faire intervenir de plus une sensibilité du Saumon à certaine qualité caractéristique du fleuve de son enfance. C'est cette sensibilité qui l'orienterait dans le choix de l'affluent qui l'a vu naître et il semble que ce soit une sensibilité olfactive (Wisby et Hasler).

— Dans le cas du Saumon de l'Adour, je ne vois pas bien comment la lutte contre le courant pourrait avoir pour but de réduire un déséquilibre résultant de la maturité sexuelle car le Saumon de l'Adour effectue sa migration anadrome avec des glandes génitales très petites, encore au repos. C'est seulement quand il est parvenu sur les frayères ou à proximité de celles-ci que se développe, pendant plusieurs mois, la maturation des gonades. Le cas du Red Salmon est évidemment différent, ses glandes génitales étant très développées au moment de la migration anadrome, mais il me paraît difficile d'admettre que pour un phénomène aussi général, les mécanismes diffèrent selon les espèces.

M. COURRIER. — Je désire faire une remarque au sujet du rapport si riche en faits de M. Fontaine. La mesure de l'activité thyroïdienne par la pénétration de l'iode radioactif dans la glande paraît sujette à caution dans le cas de ces Poissons migrateurs qui peuvent avoir à leur disposition des quantités d'iode très variables suivant les conditions extérieures. Il semble préférable, comme nous l'avons fait au laboratoire, de considérer le rapport :

$$\frac{\text{radioactivité des hématies}}{\text{radioactivité du plasma}},$$

car la thyroxine demeure dans le plasma, tandis que l'iode inorganique se partage entre globules et plasma. Je pense que M. Fontaine aura raison d'envisager ce rapport qui lui donnera sans doute des renseignements précis sur la fonction thyroïdienne des Poissons.

M. FONTAINE. — Les récents travaux du Professeur Courrier et de ses collaborateurs apportent en effet une nouvelle possibilité d'exploration de la

fonction thyroïdienne qui nous sera très utile. Je soulignerai toutefois que dans le cas des variations de la fonction thyroïdienne observées avant et pendant la migration d'avalaison du jeune Saumon — surtout étudiée ici — les quantités d'iode mises à la disposition de l'animal soit par l'eau, soit par l'alimentation, ne varient pas puisque la vie sédentaire du jeune Saumon, sa préparation à la migration et la première partie de la migration, seule étudiée par nous jusqu'ici, se déroulent dans l'eau du même gave. C'est seulement à la fin de la migration fluviale, alors que le smolt parvient dans les eaux saumâtres, qu'il rencontre un milieu beaucoup plus riche en iode. Les différences importantes que nous trouvons dans les teneurs en I du sang, de la thyroïde et entre les diverses formes de cet iode entre le parr, le parr smolt et le smolt, tous pêchés en eau douce, relèvent donc de différences dans le métabolisme de l'animal et non d'apports différents d'Iode du milieu extérieur. De même, les différences dans la destinée du ^{131}I injecté.

G. VIAUD. — Il me semble qu'il y a une lacune dans l'explication que présente M. Fontaine de la migration d'avalaison des Saumons et des Anguilles. Que le smolt monte à la surface par suite de l'augmentation de son activité motrice, sous l'influence de la thyréostimuline, soit, mais je trouve peu vraisemblable qu'il soit ensuite entraîné passivement par le courant des fleuves en crue jusqu'à la mer. D'ailleurs vous dites que « les smolts descendent en masse au signal d'une simple crue »; cette phrase semble s'opposer à l'idée d'un charriage par les courants. De même est-il vrai que les Anguilles argentées sont simplement entraînées par les crues d'automne vers la mer? J'ai peine à croire que des Poissons, qui vont accomplir en mer des voyages plus ou moins longs vers leur aire d'alimentation ou leur frayère, soient d'abord charriés passivement dans la première partie de leur migration.

M. FONTAINE. — J'irai plus loin que M. Viaud. Je crois qu'il y a encore plusieurs lacunes dans la tentative d'explication fractionnée que je vous propose actuellement et c'est ce qui rend le sujet si attrayant.

En ce qui concerne la migration des smolts, elle n'est nullement passive, les smolts nagent continuellement pendant leur migration d'avalaison, mais ils nagent presque toujours la tête dirigée vers l'amont, c'est-à-dire contre le courant. La résultante de ces deux forces (nage vers l'amont, courant vers l'aval) est alors un déplacement vers l'aval. J'ai distingué 2 types de migrations d'avalaison du smolt, les migrations par petits bancs en l'absence de crue et en eau claire, et les migrations massives en eau trouble et en crue. Pour les premières, j'admets que les poissons descendent lentement — parce que le courant est faible — au fur et à mesure que leur préparation physiologique à la migration est achevée, quant aux secondes, leur caractère massif peut être dû :

a) aux conditions météorologiques qui accompagnent généralement une crue, variation de pression barométrique par exemple agissant sur le système neuro-endocrinien du smolt;

b) à la violence du courant;

c) à la turbidité des eaux qui supprime toute possibilité de repérage spatial.

En ce qui concerne les Anguilles, on a, du moins à certaines époques, l'impression qu'elles sont entraînées passivement par le courant, notamment quand elles dévalent au courant sous forme de boules, plusieurs étant enlacées. Dans le cas des Anguilles migrant isolément, c'est une passivité qui nous apparaît relative par rapport à l'Anguille jaune, mais qui ne va pas jusqu'à supprimer toute réaction de l'animal. C'est ainsi qu'une lumière vive immobilise, au moins momentanément, l'Anguille d'Avalaison.

Enfin, j'avoue que je ne suis pas aussi rétif que M. Viaud à l'idée selon laquelle la migration d'avalaison pourrait être le résultat d'un entraînement par les courants (sans être forcément passive — cas du smolt —) et la migration océanique qui lui fait suite, une migration activement orientée. En effet, diverses données (Callamand et Fontaine, 1940 — Fontaine M., 1951 — Fontaine M. et Baraduc — Recherches inédites) montrent une perte d'ions Cl accrue chez le poisson à l'approche de sa migration d'avalaison et pendant celle-ci, et une déminéralisation plus ou moins accentuée de l'organisme.

Or la déminéralisation — même très ménagée — d'une Anguille, entraîne une certaine asthénie « affaiblissement général organique » comme l'écrivait Quinton dès 1905, (confirmé par Callamand O. 1940).

Pourquoi dès lors ne pas admettre que cette fuite accrue des ions Cl — et sans doute d'autres ions — à l'approche de l'avalaison puisse produire une certaine asthénie — sans diminuer l'activité motrice dans le cas du smolt mais en réduisant l'efficacité de ses efforts musculaires dans le courant — puis, qu'à l'arrivée dans les eaux saumâtres, une reminéralisation change le comportement (Anguille) ou renforce la puissance de la nage (smolt)? Sans doute le caractère adaptatif de ce comportement migratoire du point de vue équilibre hydro-minéral de l'organisme apparaît-il pleinement, et ceci, évidemment, nous incite à considérer la migration comme un comportement appétitif, mais quel facteur guiderait le poisson vers les eaux salées?, puisque ce ne peut être un gradient de salinité régulièrement croissant, du moins comme nous l'avons constaté dans le bassin que nous avons étudié.

D'ailleurs, il apparaît encore plus invraisemblable que dans un bassin fluvial comme celui de la Loire, le jeune Saumon de l'Allier puisse trouver pour gagner les eaux salées, et sur plusieurs centaines de kilomètres, un gradient de salinité progressivement croissant.

J. BENOIT. — J'ai beaucoup apprécié le rapport de M. Fontaine, bel exemple de travail scientifique méthodique et rigoureux. Je note que les hormones sexuelles ne semblent pas plus jouer dans les migrations des Poissons que dans celles des Oiseaux. Y a-t-il chez les Poissons, des phénomènes analogues à ceux qu'a étudié Wolfson chez les Oiseaux. Wolfson a observé l'accumulation de graisse chez les *Junco oreganus* avant la migration et son utilisation pendant cette migration. Étant donné les modifications importantes de la

pigmentation des Poissons étudiées par M. Fontaine, l'intermédine, hormone mélanophorodilatatrice, n'interviendrait-elle pas dans leurs migrations? Je rappelle à ce sujet les travaux de Vilter sur le Triton où cet auteur a montré l'influence de cette hormone dans la migration de l'animal, soit vers l'eau, soit vers la terre. Comment enfin s'explique la mise en route de l'activité hypophysaire? Quel serait le rôle de facteurs internes (innéité du rythme hypophysaire) ou externes (lumière, chaleur).

M. FONTAINE. — En ce qui concerne le métabolisme des lipides, il est certain qu'il existe entre certaines migrations d'Oiseaux et des migrations de Poissons, une grande analogie.

Par exemple, la migration anadrome du Saumon adulte commence avec des réserves considérables de lipides, réserves qui disparaissent d'abord au cours de la migration, puis pendant la maturation des organes génitaux.

L'Anguille, elle, atteint ses plus hautes teneurs en lipides, juste avant la migration catadrome, et il est vraisemblable que ces graisses sont utilisées au cours de la migration vers les Sargasses. Mais il est d'autres migrations qui commencent sans qu'on ait observé une accumulation de lipides, par exemple, la migration du jeune Saumon ou smolt.

Quant au rôle possible de l'intermédine, il sera évidemment à envisager — celui aussi de la prolactine (Reincke et Chadwick). Le travail ne manque pas ! !

Enfin, comment s'explique la mise en route de l'activité hypophysaire? Quel serait le rôle de facteurs internes (innéité du rythme hypophysaire) ou externes (lumière, chaleur)? Je ne puis absolument pas donner une réponse catégorique, mais je pense qu'il existe un rythme interne influençable par les facteurs externes (lumière et température). La différence entre un Salmonidé sédentaire, la Truite, et un migrateur, le Saumon, viendrait probablement de fluctuations plus importantes de ce rythme interne et de sa sensibilité plus grande aux facteurs externes chez le migrateur.

J. HALDANE. — Selon l'hypothèse de Koch, le smolt pourrait avoir une concentration moléculaire et une chlorémie amoindrie en comparaison avec le parr. Il serait dans une condition comparable à celle des Rats de M. Richter qui cherchent le sel. Est-ce qu'on a des données sur cette question?

Le « homing » doit former des races locales de Saumons. Il est donc possible que l'odeur ou signe spécifique d'un fleuve puisse être l'odeur de la race locale des Saumons. Cette hypothèse est évidemment susceptible de démonstration expérimentale. Les expériences de Göz montrent qu'un Poisson peut distinguer les odeurs des différents individus de son espèce.

M. FONTAINE. — Nous avons montré avec M[lle] Callamand que, au moins à certaine étape de sa migration d'avalaison, l'Anguille argentée présente une chlorémie abaissée par rapport à celle de l'Anguille jaune (1940) (*C. R. Ac. Sc.* t. 211 p. 298-357-488), et cette observation nous a conduit à supposer les migrations de l'Anguille comme déclenchées par un déséquilibre hydrominéral de l'organisme (*Bull. Soc. Zool. France*, 1941 t. 66, p. 68). Cette conception a été étendue aux migrations amphibiotiques en général et tout à fait indépendamment, étant donné les circonstances, par Koch (1942, *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 73, p. 57) et par moi-même (*Bull. Inst. Océan.* Monaco, 1943, n° 848 p. 1). Nous n'avons pas retrouvé cet abaissement de la chlorémie chez le smolt (comparativement au parr) mais de façon permanente et tout à fait significative, une teneur en chlore du muscle du smolt, inférieure à celle du parr (Fontaine M. 1951). Enfin, dans des recherches toutes récentes, avec M[lle] Baraduc, nous avons constaté que dans une eau faiblement minéralisée, le smolt perd plus d'ions Cl que le parr. De plus, la salinité du milieu extérieur, au-dessous de laquelle le poisson perd des ions Cl et au-dessus de laquelle il en absorbe, est nettement plus élevée chez le smolt que chez le parr. Tout ceci contribue à nous faire apparaître l'arrivée du migrateur d'avalaison en eau saumâtre comme un transfert favorable à l'organisme et permettant sa reminéralisation. Toutefois, rien ne nous permet d'affirmer que le smolt, qui parcourt quelquefois plusieurs centaines de kilomètres avant de parvenir en mer, recherche le sel, car il ne trouve certainement pas sur sa route un gradient de salinité régulièrement croissant et qui puisse le guider.

Quant à l'hypothèse selon laquelle l'odeur des eaux ayant une valeur d'orientation pour le Saumon proviendrait de la population de Saumon ellemême, elle m'apparaît vraisemblable d'autant plus que de nombreux travaux ont montré l'extrême sensibilité olfactive des poissons, et tout spécialement des Saumons, notamment à des extraits de téguments.

D. LEHRMAN. — Je me demande si, en parlant du « déclenchement » des migrations, vous voulez dire que le comportement migrateur s'accumule dans le Poisson, pour être déchargé dans les circonstances convenables. Il me semble que vos expériences ne se fondent pas sur une telle supposition, et ne la supportent pas. Ne pouvons nous pas trouver un mot pour décrire cette stimulation, sans conduire l'analyse de ce comportement avec celle des comportements instinctifs plus simples, qui semblent être « déclenchés »?

M. FONTAINE. — Le mot déclenchement est ici purement descriptif. Je parle du déclenchement d'une migration comme du déclenchement d'une sonnerie. Il n'implique nullement l'accumulation d'un comportement migratoire que je conçois difficilement.

Mrs HALDANE-SPURWAY. — M. Fontaine has discussed the physiological changes and the external factors influencing these changes preceding and during these fish migrations down river to the sea. A fish may be said in M. Lorenz (1937) anthropomorphism to be seeking something in the external world necessary for its present physiological condition, which, when found, will change that physiological condition. Therefore, I think the technical vocabulary developed in English by Tinbergen and his colleagues may permit some questions

to be asked a little more precisely, though this may be a deceptive or sterile precision.

Is the migration to be regarded as *appetitive behaviour* seeking some environment in the sea which will provide either *releasing stimuli* or *consummatory stimuli* or both? These two classes of stimuli may not seem very clearly separable in a few years time. They might be discoverable by aquarium experiments even for the migrating drive.

Is the start of the migration itself a *consummatory act* which is (or may be) *released* by some *sign stimuli* which can be separated from the *external factors acting on the drive*? These sign stimuli might be provided by the inanimate environment, or they might be provided by activities of other fish. One (or a minute proportion of) fish might make a movement as a *vacuum activity* and thus provide sign stimuli which released the same movement in all other fish that perceived it. This method of obtaining an explosive group activity would seem common in mass spawnings. The movement might be *ritualised* (modified for a communicatory function) and thus qualify to be called a *releaser*. The migration down stream can hardly proceed without *directing stimuli*.

Examination of the directing stimuli of the seaward migration might provide some clues as to what to seek in the homing migration. Thorpe has compared the learning of a home territory with the other infantile learning processes of animals e. g. many passerine songs and features of specific partners in some species. The result of such species-learning is that sign stimuli are only effective when provided by the object (William James) or class of objects (Lorenz) which first provided them for the individual animal. In experiments, the sign stimuli have been easier to identify than the learnt stimuli. If we could discover, from studying down stream migration, what *sort* of sign stimuli are relevant for fish, these might give us a clue to the sign stimuli underlying the memories, or developmental results of individual experience, in the homing migration.

M. FONTAINE. — Je remercie Mrs Haldane de ses suggestions fort intéressantes et qui sont susceptibles d'apporter, en effet, plus de compréhension dans le problème, actuellement si complexe, du « homing ».

H. PIÉRON. — En ce qui concerne le homing à grande distance, il est certain que les forces de Coriolis ne peuvent être invoquées. On a pu calculer les intensités éventuelles; elles sont très inférieures au seuil le plus fin qui puisse être obtenu chez un être vivant. Peut-on penser à une action de la lumière alors que sans doute les parcours s'effectuent à une profondeur trop grande? Ou certains courants stables peuvent-ils fournir des repères de direction?

K. VON FRISCH. — Bei den Wanderungen über weite Strecken genügen die Unterschiede des Salzgehaltes, der Temperatur und anderer derartiger Faktoren nicht um das Finden des Weges zu erklären. Das Gefälle ist zu

gering und es ist auch oftmale nicht konstant, wie wir gehört haben. Es liegt nahe auzunehmen, dass die Fische bei diesen Wanderungen die Sonne als Kompass benützen, indem sie die Tageszeit mit berücksichtigen, so wie es die Bienen und manche Vögel machen. Um zu sehen, ob das bei Fischen zutrofft, könnte man z. B. Jungaale, die sich der Küste nähern, fangen und gleich auf dem Schiffe in grossen behältern der Sonne aussetzen oder unter Deck mit einen kunsflichen Lichtquelle beleuchten. Nenn sie die Sonne zur Orientierung benützen, ist zu ervaten, dass sie sich in einen bestimmten — mit die Tageszeit wechselnden — Richtnug zur Lichtquelle einstellen und in dieser Richtung schwimmen werden.

M. FONTAINE. — Je remercie le Professeur Von Frisch de sa suggestion relative à l'expérimentation sur les jeunes Anguilles ou civelles. Toutes les jeunes civelles qu'il m'a été donné d'observer, manifestaient vis-à-vis de la lumière du jour, un phototropisme négatif très accusé. Il est vrai qu'il s'agissait de jeunes Anguilles ayant déjà pénétré dans les eaux douces, mais en mer, les données relatives aux leptocéphales et aux civelles indiquent aussi que, au voisinage de la surface pendant la nuit, ils s'enfoncent quand vient le jour.

L'action de la lumière, qu'il serait si tentant d'invoquer pour proposer une explication inspirée de celles si magistrales apportées par Von Frisch et Krammer pour d'autres groupes zoologiques, peut être favorablement envisagée pour certaines migrations de poissons qui semblent se faire au voisinage de la surface, mais difficilement pour d'autres (migration transocéanique de l'Anguille adulte, par exemple). Quant aux repères de direction établis à partir de courants stables, c'est une hypothèse à l'appui de laquelle je ne puis apporter aucune donnée positive.

VII

ÉTATS PHYSIOLOGIQUES ET INSTINCT DE REPRODUCTION CHEZ LES OISEAUX

par

JACQUES BENOIT

(Paris)

I. — *INTRODUCTION*

L'activité reproductrice domine la vie de l'Oiseau. Son comportement sexuel constitue une part importante de son comportement général. Cette emprise de la sexualité sur l'activité générale de l'organisme est plus marquée chez les Oiseaux que dans les autres classes. Cela est dû à la situation particulière qu'ils occupent sur le plan évolutif par rapport aux autres Vertébrés. Encore particulièrement sensibles, comme les Poïkilothermes qui les précèdent, à l'action de certains facteurs externes (radiations lumineuses), encore ovipares et pondant de gros œufs, qui impliqueront des besoins métaboliques spéciaux, et déjà dotés, du fait de leur homéothermie, d'une température interne élevée (et même plus élevée que celle des Mammifères), les Oiseaux se trouvent affectés de propriétés physiologiques particulières en ce qui concerne l'activité reproductrice :

1° Ils ont presque tous un *cycle sexuel très accentué,* avec des périodes successives d'activité intense et de repos total de leurs glandes génitales. Il en résultera des fluctuations considérables dans les quantités des *hormones sexuelles* mises en jeu, qui retentiront sur le comportement sexuel et le transformeront complètement et régulièrement tous les ans. Irascibles et hostiles au groupe pendant la période de reproduction, maints Oiseaux seront calmes et sociaux pendant le reste de l'année.

2° L'*oviparité* imposera aux femelles des *variations métaboliques* étendues, parfois très rapides, véritables bouleversements chimiques intérieurs qui impliqueront l'intervention de diverses glandes endocrines et retentiront sur l'activité et le comportement général de l'individu.

3° Pour que les fins de la reproduction puissent être atteintes, il faudra

que la vie de l'Oiseau et du couple se centre sur la vie sexuelle. Toute une série d'actes de comportement devront se succéder dans un ordre donné et s'accomplir, comme dirigés par ces *facteurs ultimes* de Baker qui assureront, parfois au détriment de l'individu, la survie de l'espèce : l'acquisition et la défense du territoire, la conquête de la femelle par le mâle, le développement successif puis synchrone des activités génitales, la fabrication du nid, la ponte, l'incubation, l'élevage des jeunes... souvent aussi la migration vers une région plus favorable à la progéniture. Tous ces phénomènes sexuels successifs s'enchaînent, nous le verrons, en se commandant les uns les autres, imposant à l'Oiseau un cycle impératif d'actes instinctifs qui affectent son comportement général d'une manière particulièrement accentuée.

4° La place des Oiseaux dans l'évolution des Vertébrés explique aussi le développement considérable de leur *paléencéphale* (corps opto-striés) et celui très rudimentaire encore de leur cortex cérébral. D'où leur vie surtout instinctive, mais, de ce point de vue, riche et complexe.

Remarquons en outre que la nature a fréquemment doté les Oiseaux de brillants atours. Leur plumage aux formes variées, aux couleurs vives, divers organes érectiles, certains caractères de pigmentation de la bouche et du bec, offrent un lot important de caractères extérieurs dont certains acquerront la signification de stimuli-signaux propres au déclenchement d'actes instinctifs.

II. — *APERÇU GÉNÉRAL DU SUJET. PLAN DE L'EXPOSÉ*

Les divers phénomènes que l'on observe au cours du cycle sexuel des Oiseaux peuvent être rangés en deux groupes. Le premier comprend de simples *phénomènes physiologiques :* croissance et activité glandulaire de divers organes (crête du Coq, conduits évacuateurs des produits sexuels : épididyme, déférent, oviducte), et même certains actes extérieurs tels que la ponte, spontanée, de la Poule domestique. Le deuxième groupe concerne des *actes de comportement* à composante psychique plus ou moins marquée : copulation, élevage des jeunes, ponte et sécrétion du jabot de la Pigeonne provoqués par des phénomènes psychiques. Mais n'accentuons pas trop la distinction entre ces deux groupes. N'oublions pas que des phénomènes nerveux, sans doute inconscients, jouent aussi un rôle dans les faits du premier groupe. Les mécanismes des actes instinctifs du comportement sexuel n'apparaissent-ils d'ailleurs pas comme des fonctionnements extériorisés, si l'on peut dire, comme des fonctionnements de l'organisme réalisés vers l'extérieur? Cette manière d'envisager l'acte instinctif rejoint celle de Dunan, qui disait de l'instinct : « Il n'y a aucune différence de nature entre ce qu'on appelle instinct et ce que l'on appelle fonction physiologique, si ce n'est que le premier est observable du dehors, et que la seconde ne l'est pas ».

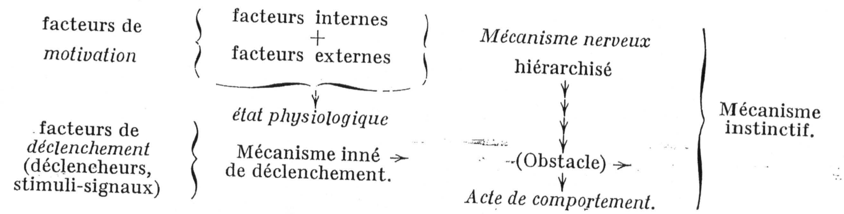
Quoi qu'il en soit, les divers phénomènes et actes de comportement observés au cours du cycle sexuel des Oiseaux résultent de causes ou de *facteurs de motivation* que l'on peut grouper en *facteurs internes* (nerveux, endocrines, métaboliques...) et *facteurs externes* (chaleur, lumière, humidité, nourriture...) qui agissent sur les facteurs internes et les modifient plus ou moins.

A un moment donné du cycle reproducteur, l'organisme de l'Oiseau se trouve dans un *état physiologique* déterminé. Cet état est créé, « motivé » par les différents facteurs externes et internes du moment, mais aussi par les états physiologiques antérieurs.

De cet état physiologique résulteront :

1° Des *phénomènes* essentiellement « *organiques* », par le jeu des fonctions telles que croissance, activité glandulaire, sécrétions internes.

2° Des *actes de comportement* où intervient à des degrés divers le psychisme proprement dit. Mais l'expérience a révélé que ces actes instinctifs ne se produisent pas spontanément, dans la grande majorité des cas. Considérons, par exemple, l'acte de copulation. Un état physiologique particulier ne créera que la *tendance* à cet acte, qui ne s'exécutera, sauf dans le cas des « activités à vide », qu'à l'apparition d'un ou de plusieurs « Auslöser » de Lorenz, ou « sign stimuli » de Russell, selon le schéma suivant :



Le mécanisme nerveux, essentiel, « mécanisme excitateur central » de Beach, serait, pour Tinbergen, formé de plusieurs centres nerveux hiérarchisés et hautement intégrés.

Je me propose, dans ce rapport :

1° De présenter tout d'abord les *facteurs internes et externes* qui entrent en jeu dans notre problème, en indiquant leurs propriétés essentielles du point de vue qui nous intéresse. Ce seront les *bases physiologiques et physiques de notre étude* (1).

2° D'examiner les *principales étapes successives du cycle sexuel*, en exposant les *états physiologiques* et les *divers facteurs* qui président à l'accomplissement des actes de comportement successivement observés et qui les expliquent (territoire, parades, pariade, nidification...) (2).

(1) On trouvera des précisions supplémentaires dans : J. Benoit (in Grassé 1950 *a*, *b*, *c*) et dans J. Benoit et I. Assenmacher 1953 *a*, et dans Beach, 1949.

(2) Consulter aussi E. A. Armstrong, 1951; F. Bourlière, 1950; Grassé P. P., 1950; N. Mayaud, 1950, *a*, *b*, *c*; Tinbergen, 1950.

III. — *BASES PHYSIOLOGIQUES ET PHYSIQUES DU COMPORTEMENT SEXUEL. FACTEURS INTERNES ET EXTERNES*

A. — GONADES (ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET HISTOPHYSIOLOGIQUE)

1° **Testicule.** — Le phénomène capital de la physiologie testiculaire chez les Oiseaux consiste en ses *variations considérables* au cours de l'année, allant du repos complet à une activité maximum, nettement supérieure à

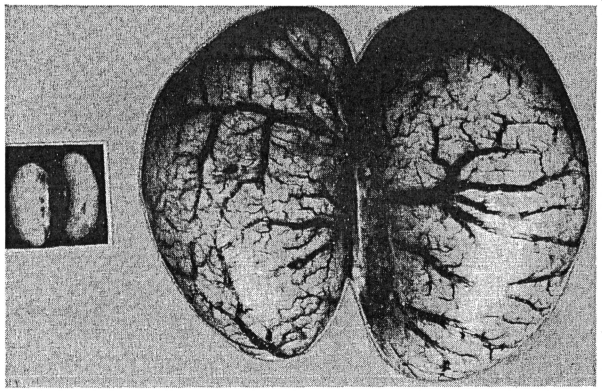


FIG. 1. — Testicules de Canards Rouen adultes au repos sexuel (1,25 gr.) et en pleine activité sexuelle (164,5 gr.). Ils pesaient alors, chez ce dernier animal, le onzième du poids du corps (2/3 de grand. natur.).

celle que l'on peut observer chez les Mammifères. Le volume, ou le poids, des testicules peut ainsi augmenter de un à cent, deux cents ou même davantage selon les espèces. Les testicules arrivent à peser, chez le Canard domestique, jusqu'au dixième du poids du corps (fig. 1).

Ces variations d'activité sont causées par des variations concomitantes de celle de la *préhypophyse*, directement, et indirectement par l'intermédiaire des thyroïdes dont le fonctionnement stimule celui des gonades. Signalons, en outre, que l'activité testiculaire spermatogénétique du Moineau semble être directement favorisée par un abaissement de la température du milieu

intérieur (Riley, 1936). Le fonctionnement testiculaire est peut-être également influencé par les variations de la température de l'air contenu dans les sacs aériens abdominaux, qui enveloppent partiellement les testicules lorsque ceux-ci, au cours de leur croissance printanière, se développent vers le bas de la cavité abdominale et en arrière entre les deux champs dorsaux des sacs aériens précités (Cowles et Nordstrom, 1946, chez le Merle *Euphagus cyanocephalus*).

Sauf dans des cas exceptionnels (Hirondelle de mer *Sterna fuscata*,



FIG. 2. — Massif de cellules interstitielles (cellules endocrines de Leydig) d'un coq adulte (fixation par injection vasculaire de liquide de Bouin) — 760 diam. (d'après J. BENOIT).

Murphy, 1936 ; Chapin, 1954 : périodicité de neuf ou six mois), le cycle testiculaire s'étend sur *douze mois* et repasse tous les ans par les mêmes stades aux mêmes saisons, attestant par là un rapport de dépendance avec des facteurs du milieu. Il peut arriver cependant, pour des espèces de grande taille, ou pour des Oiseaux soumis à des conditions climatiques défectueuses (froid, carence alimentaire dans les pays arctiques) que la reproduction s'arrête pendant une ou deux années consécutives (Marshall, 1952 *b*).

L'époque de la reproduction se situe généralement pendant la *belle saison*, favorable aux parents et aux jeunes, en tous cas toujours à ces derniers (cas du Manchot Empereur, *Aptenodytes forsteri*, dont les adultes se reproduisent pendant la partie la plus froide et la plus dure de l'année, ce qui permet aux jeunes de se développer pendant l'époque la moins défavorable).

La saison de reproduction varie d'ailleurs sensiblement d'une espèce à l'autre, même entre espèces très voisines, témoignant par là de l'importance, à côté des facteurs externes climatiques, de *facteurs innés*, héréditaires.

Aux variations de l'activité spermatogénétique correspondent des variations de la sécrétion endocrine de l'*hormone mâle,* responsable du développement des caractères sexuels et de presque tous les actes instinctifs du comportement sexuel. Cette hormone mâle est sécrétée par des cellules spéciales, les *cellules interstitielles de Leydig* du testicule. La « glande interstitielle » présente au cours de l'année un cycle sécrétoire manifeste, allant de l'inactivité complète (repos sexuel) à un fonctionnement glandulaire intense pendant l'activité sexuelle (fig. 2).

2° ***Ovaire.*** — Sauf chez les Rapaces diurnes, l'*ovaire gauche* seul est fonctionnel chez les Oiseaux, l'ovaire droit restant rudimentaire et composé seulement d'éléments « médullaires » de valeur mâle : ils correspondent à

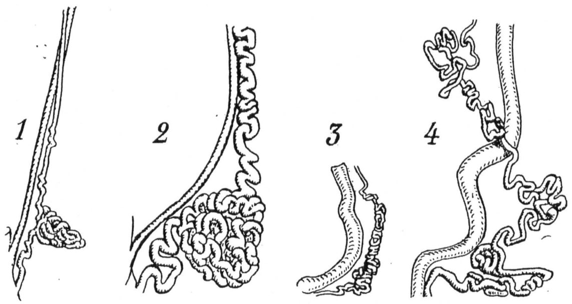


FIG. 3. — Peloton déférentiel terminal de l'Étourneau : 1, mâle, au repos sexuel; 2, mâle, en activité sexuelle; 3, femelle castrée; 4, femelle en activité sexuelle (33 diam.) (1 et 2, d'après WITSCHI, 3 et 4 d'après WITSCHI et MILLER).

ceux qui, dans le testicule, donnent les tubes séminifères et les cellules interstitielles de Leydig.

L'ovaire gauche présente, comme les testicules, une *évolution cyclique annuelle,* avec une phase de repos complet.

Il peut toutefois, chez la Poule domestique, comme chez d'autres volailles, résultat d'une sélection faite par l'Homme, être actif pendant la presque totalité de l'année.

L'ovaire d'Oiseau ne différencie pas de corps jaune caractérisé. Il semble cependant qu'il sécrète, outre l'hormone sexuelle femelle, œstrogène, de la progestérone ou une substance très voisine (Fraps, Hooker et Forbes, 1949, chez la Poule). Il sécrète en outre de l'*hormone mâle,* très probablement par les cellules interstitielles issues des « cordons médullaires » et incluses dans les thèques folliculaires (Firket, 1914). Cette hormone mâle conditionne les caractères mâles de la crête de poule (croissance et vascularisation), la pigmentation jaune du bec et le développement du peloton déférentiel de l'Étourneau femelle (*Sturnus vulgaris*) (Witschi et Miller, 1938) (fig. 3), les pigmentations de la mandibule inférieure et de la cavité buccale, et la couleur rose des pattes du Héron bihoreau femelle (*Nyctycorax n. hoactli*) (Noble et Wurm, 1940). Il se peut que cette sécrétion d'hormone mâle soit constante chez les femelles des Oiseaux en général. Elle explique déjà, comme nous le verrons plus loin, certains traits curieux du comportement sexuel des femelles de certaines espèces, notamment du Héron bihoreau.

B. — ACTION DES GONADES SUR LES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES

Les hormones sexuelles *conditionnent positivement* certains caractères (caractères « eusexuels » de Zawadowsky) : la crête du Coq, le chant du Coq, l'instinct batailleur. D'autres caractères sont *inhibés* par l'hormone ; c'est le cas de l'ergot de la Poule et de son plumage, qui, par l'action freinatrice de l'hormone (ou « chalone ») femelle, reste simple et terne et ne peut acquérir la richesse de formes et de couleurs qu'il acquiert chez le Coq.

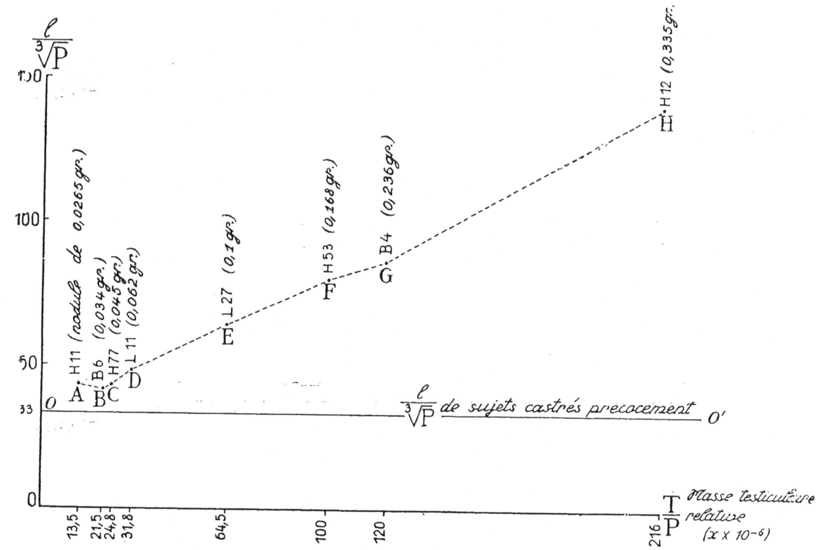


FIG. 4. — Figuration de la loi de proportionnalité entre les « longueurs relatives » de la crête et les « masses testiculaires relatives » correspondantes (elles-mêmes apparemment proportionnelles aux quantités d'hormones) chez quelques Chapons incomplets à crête intermédiaire stable obtenus pas castration subtotale. (d'après J. BENOIT)

Les hormones exercent des effets qui sont dans l'ensemble *proportionnels* à leur quantité. La grandeur de la crête (fig. 4 et 5), l'intensité de l'ardeur sexuelle du Coq sont fonction des quantités d'hormones mises en jeu. C'est probablement aussi l'augmentation progressive d'hormone testiculaire, au cours du cycle sexuel printanier qui peut expliquer l'apparition *par étapes* des phases successives de caractères tels que la construction du nid par le Bruant femelle (Howard, 1920) : ramassage occasionnel d'une brindille, d'abord immédiatement lâchée, puis conservée quelques secondes, puis

emportée jusqu'à l'emplacement du nid et lâchée, enfin emportée jusqu'au nid et utilisée pour le construire. Des observations analogues ont été faites pour l'accouplement du Goéland argenté (*Larus argentatus*), les divers éléments de la chaîne s'ajoutant les uns aux autres jusqu'à ce que le comportement soit complet (Tinbergen, 1950).

Ce fractionnement dans le développement d'un caractère, dans la réalisation du mécanisme d'un même acte instinctif, se retrouve dans l'accomplissement des différents caractères sexuels conditionnés hormoniquement. Sous l'effet de doses croissantes d'hormone mâle, les caractères sexuels du

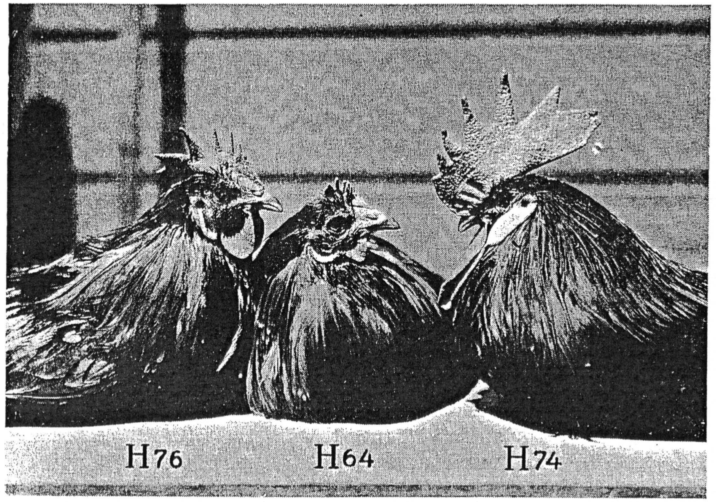


FIG. 5. — Coqs Leghorn dorés. De gauche à droite : Castrat incomplet avec une « crête intermédiaire », castrat complet et coq normal (d'après J. BENOIT)

Coq apparaîtront dans l'ordre suivant de « *seuils différentiels* » de plus en plus élevés : sécrétion épididymaire et déférentielle, développement des organes érectiles, instinct sexuel, chant, ardeur combative. Chez le Tetras Cupidon (*Tympanuchus Cupido americanus*), Schwartz (1945) a noté l'apparition successive, au cours de la saison sexuelle, de la défense du territoire, du coït et de la voix. Nul doute que cette succession corresponde à une élévation progressive du taux de l'hormone sexuelle sécrétée par les testicules au cours de leur maturation.

La *nature du déterminisme hormonique* des caractères *varie* curieusement selon les espèces. La couleur du bec est modifiée tantôt par l'hormone testiculaire, tantôt par l'hormone ovarienne, ou par une hormone hypophysaire. Le plumage est influencé, selon les cas, par les hormones mâle, ou femelle, ou hypophysaire antérieure (hormone lutéinisante), ou thyroïdienne.

Le problème de la *variabilité* et du *réglage des seuils de réponse* des caractères sexuels aux hormones, et des gonades aux hormones hypophysaires, pour important qu'il soit, est encore très mal connu. On sait que l'hormone thyroïdienne abaisse le seuil de réponse de la crête du Chapon à l'hormone mâle et augmente l'intensité de cette réponse (de Frémery, 1931 ; Caridroit, 1941). Cette action favorisante de la thyroïde s'exerce peut-être sur les autres caractères sexuels et actes instinctifs sexuels. Elle s'exerce en tous cas sur le fonctionnement testiculaire et ovarien. Le chant du Pinson chanteur d'Amérique (*Melospiza melodia*) est empêché, comme celui de nombreux passereaux, par les basses températures. Or, cet Oiseau peut supporter, avant de cesser de chanter, des températures d'autant plus basses que la saison avance, et qu'il mûrit sexuellement. Autrement dit, le seuil thermique de son chant s'abaisse progressivement, probablement à mesure qu'augmentent les facteurs internes de motivation (Nice, 1937). *La sensibilité de l'ovaire* du Moineau aux hormones hypophysaires diminue notablement en septembre et en octobre (Riley et Witschi, 1938). Aucune expérimentation ne fut encore entreprise dans le même sens en ce qui concerne le testicule. Cette question du réglage des seuils tant des caractères sexuels secondaires que des glandes génitales est cependant d'une grande importance. Le système nerveux pourrait également jouer un rôle.

Le terrain sur lequel s'exerce l'action des hormones sexuelles, c'est-à-dire le soma de l'organisme, est à peu de chose près équivalent, équipotent dans les deux sexes : privés de leurs glandes génitales, le Coq et la Poule tendent vers un type uniforme, le type « *spécifique* » (Pézard) : crête régressée, plumage et ergots du type mâle. L'administration d'hormones mâles ou femelles fera apparaître, aussi bien chez le Chapon que chez la Chaponne, des caractères somatiques et psychiques mâles et femelles. Cette notion d'*équipotentialité du soma* a une grande importance. Mais elle semble souffrir quelques exceptions, dont nous verrons l'intérêt dans le domaine psychique.

Je ne citerai que pour mémoire les actions des hormones sexuelles sur les *métabolismes* particuliers, qui retentissent sur l'activité générale de l'organisme. On connaît l'enrichissement du Chapon en graisse péritonéale et sous-cutanée, et la délicatesse de sa chair. L'ablation des thyroïdes modifie profondément le métabolisme lipidique du Canard, dont le foie se gorge de graisse et devient un « foie gras » (Benoit, 1936). Le Junco oreganus, migrateur, accumule avant son départ une quantité importante de réserves graisseuses, phénomène qui ne se produit pas chez une autre sous-espèce, pinosus, sédentaire (Wolfson, 1945). Pendant toute la période de ponte, la femelle d'Oiseau voit ses métabolismes lipidiques, protidiques, calciques... considérablement intensifiés, en vue de la constitution des réserves vitellines de l'ovocyte et de l'édification de ses enveloppes (albumen, coquille). Ces phénomènes se produisent sous l'influence de l'hormone sexuelle ovarienne, avec la participation de l'hypophyse, des thyroïdes, des parathyroïdes et du foie (Benoit et Clavert, 1947, 1950 ; Clavert, 1942, 1948, 1953).

Nous parlerons plus loin de l'action des hormones sexuelles sur les caractères psychiques.

C. — LE FONCTIONNEMENT DES GONADES EN RELATION AVEC CELUI DES GLANDES ENDOCRINES ET AVEC LES FACTEURS EXTERNES

a) *Rôle de l'hypophyse.* *Déterminisme du cycle sexuel annuel :*

Toutes, ou presque toutes les manifestations organiques et psychiques du comportement sexuel dépendent des hormones sexuelles. Celles-ci dépendent *entièrement* de l'activité *préhypophysaire.* Sans préhypophyse, aucune activité des gonades, ni gamétique, ni endocrine, chez les Oiseaux. La préhypophyse

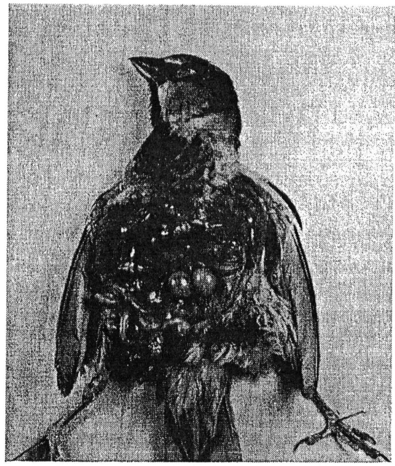


FIG. 6. — Moineau présentant des testicules bien développés (487 mg) sous l'effet d'une lumière électrique continue pendant 36 jours (d'après VAUGIEN).

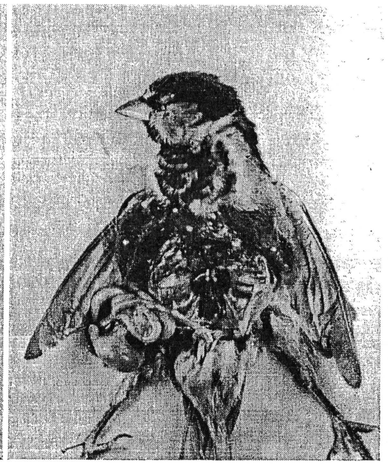


FIG. 7. — Moineau présentant des testicules régressés (5,5 mg) après un éclairement continu pendant 106 jours (d'après VAUGIEN).

est à tout moment motrice de l'activité des gonades. Elle est responsable aussi bien de leur croissance que de leur régression au cours du cycle sexuel annuel. Le début de l'activité de cette glande endocrine est précoce dans le développement de l'individu : déjà vers la fin de la vie embryonnaire. Bien que le maximum de cette action s'exerce, chez le jeune Oiseau, au moment de sa première puberté, on peut comprendre par cette précocité d'action certains cas de précocité sexuelle, tels que l'accomplissement des fiançailles

chez les Choucas âgés de cinq mois, alors qu'ils ne pourront reproduire qu'à l'âge de deux ans (Lorenz, 1931), ou tels que la cour et le coït chez le jeune Canard sauvage (*Anas platyrhyncha*) de trois à quatre mois (Heinroth, 1911 ; U. Weidmann, 1954, communication personnelle). Il convient d'ailleurs de remarquer que la puberté n'est pas un phénomène brutal et que certains caractères sexuels commencent à être conditionnés avant la puberté. Les organes érectiles des Poulets Leghorn, par exemple, présentent déjà une croissance, due à l'hormone mâle, peu de jours après l'éclosion ou même dès l'éclosion (Benoit, 1924).

L'activité endocrine de la préhypophyse des Oiseaux obéit à une *périodicité cyclique annuelle.* Intense pendant la période de reproduction, cette activité cesse ensuite de s'exercer sur les gonades qui reviennent au repos pendant

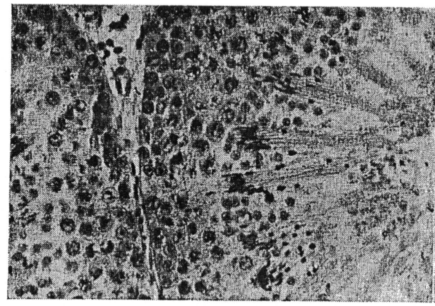


FIG. 8. — Testicule du Moineau (fig. 6).

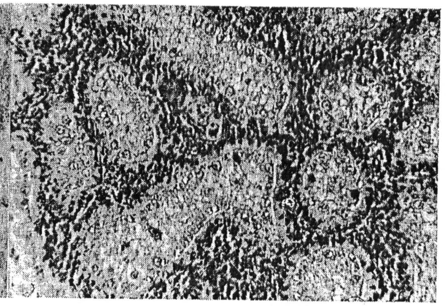


FIG. 9. — Testicule du Moineau (fig. 7).

quelques semaines ou quelques mois, selon les espèces. Cette régression des glandes génitales est peut-être due en partie à une baisse de leur réceptivité aux hormones gonadotropes (cas de l'ovaire du Moineau Passer domesticus (Riley et Witschi, 1938); on ne sait encore rien à propos du testicule), mais certainement aussi à une diminution de l'activité hypophysaire. Une sorte de paresse ou de fatigue caractérise l'hypophyse pendant une *période* dite *réfractaire*, au cours de laquelle le stimulus habituellement si efficace de l'hypophyse, la lumière, non seulement reste sans effet, mais exerce même une influence nocive. Cette période est suivie d'une autre période, de *récupération* par l'hypophyse antérieure de sa réceptivité à la lumière et de reprise de son activité. Ces données, établies chez l'Étourneau (Bissonnette, 1930, 1931 ; Burger, 1941, 1947, 1949), le Moineau (Riley, 1936 ; Kirschbaum, Pfeiffer, Heuwersyn et Gardner 1939 ; Vaugien, 1951, 1952 *b*) (fig. 6-9), le Canard (Benoit, 1937 ; Benoit, Mandel, Walter et Assenmacher, 1950) (fig. 10 et 11), le Faisan et la Grouse (Clark, Leonard et Bump, 1937), le Rouge-gorge (Schildmacher, 1939), le Junco (Wolfson, 1945), le Serin (Vaugien, 1946, 1948), le Pinson à couronne dorée (Miller, 1948, 1949 ; Bartholomew, 1949), ont très probablement une valeur générale.

L'hypophyse antérieure, source des hormones gonadotropes, est appendue au cerveau et plus précisément à *l'hypothalamus,* partie sous-jacente au thalamus, où siègent les centres des activités instinctives. En *relation neuro-vasculaire* avec l'hypothalamus, la préhypophyse reçoit de lui des ordres, notamment en ce qui concerne la fonction gonadotrope (Assenmacher, 1952 ; Benoit et Assenmacher, 1951, 1953, *a, b*). (Pour plus de détails, cf. p. 218).

L'hypothalamus lui-même est en relation avec différents centres encé-

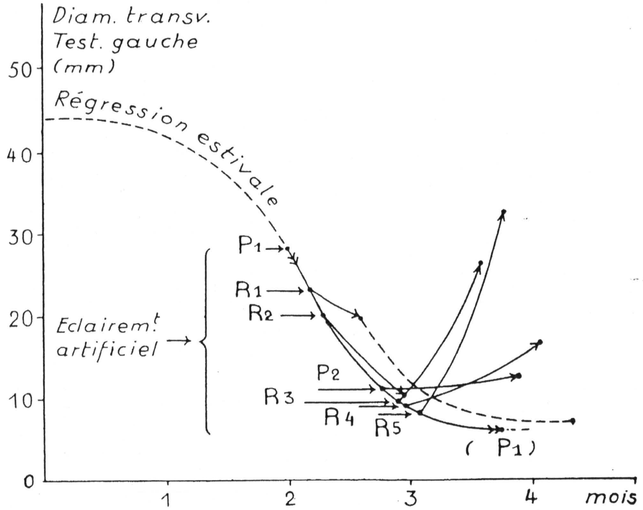


Fig. 10. — Évolution du diamètre transversal du testicule gauche (traits pleins) chez des Canards soumis à un éclairement artificiel intense au cours de la régression testiculaire saisonnière. Chez le sujet P_1, l'éclairage, administré pendant la période de « fatigue » hypophysaire, a été sans effet et même a empêché, pendant toute sa durée, la reprise testiculaire. Les sujets P_2, R_3, R_4 et R_5, éclairés plus tard, ont diversement répondu, leur hypophyse ayant plus ou moins récupéré ses capacités de réponse à la photostimulation (d'après J. Benoit, Assenmacher et Walter).

phaliques, végétatifs et corticaux et avec les organes des sens. Le fonctionnement de l'hypophyse antérieure peut ainsi être fortement influencé par des excitations variées provenant du monde extérieur comme de l'organisme lui-même. On comprend ainsi le rôle important que jouent chez les Oiseaux la *vision* (1) et le *psychisme* dans l'accomplissement de certains actes sexuels : la vue d'une Pigeonne en train de couver déclenche, chez le Pigeon mâle, l'excrétion de prolactine par l'hypophyse et, par le moyen de cette hormone, le fonctionnement du jabot et la sécrétion du « lait de jabot », destiné à la nourriture des jeunes (Patel, 1936). De même, la simple vue d'un Pigeon

(1) On n'a jusqu'ici observé aucune influence émanant d'autres organes sensoriels.

ou d'une Pigeonne, ou même de sa propre image dans un miroir entraîne l'ovulation et la ponte chez la Pigeonne (Matthews, 1939).

Mais l'œil joue un autre rôle vis-à-vis de la lumière (Benoit, 1938 ; Benoit et Assenmacher, 1953, *a*). Les radiations lumineuses agissent, selon un *mécanisme non visuel,* sur la rétine et sur des centres nerveux hypothalamiques en relation avec elle, et stimulent fortement par leur intermédiaire le fonctionnement hypophysaire, et, partant, l'activité des glandes génitales (Voir

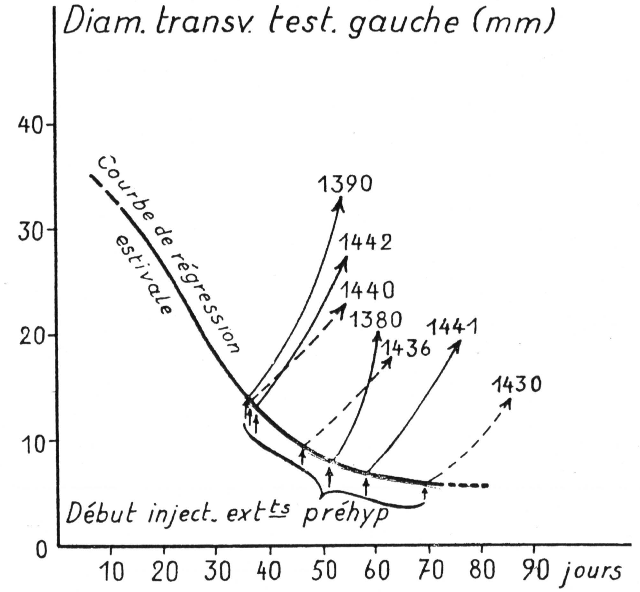


Fig. 11. — Résultats d'injection d'extrait de préhypophyse de Bovidés à 7 Canards mâles en régression testiculaire saisonnière. Les 7 courbes ascendantes traduisent les augmentations corrélatives des diamètres transversaux des testicules gauches et révèlent que les testicules restent parfaitement sensibles, pendant leur régression, aux hormones préhypophysaires (d'après J. Benoit, Mandel, Walter et Assenmacher).

plus loin, p. 218). Celles-ci peuvent, chez diverses espèces d'Oiseaux, mûrir en peu de semaines et augmenter de cinquante à cent fois en volume par la simple exposition à une lumière artificielle assez intense et prolongée.

Cette *action de la lumière* joue un rôle souvent important dans l'accomplissement du cycle sexuel des Oiseaux, mais à des degrés divers et selon des *modalités complexes.* Précisons d'abord qu'elle n'est pas indispensable à l'activité hypophysaire. Placés dans une obscurité totale, pendant plusieurs mois, des Canards impubères finissent par acquérir des testicules très volumineux, mais plus lentement que dans les conditions naturelles. Le mécanisme hypophysaire jouit donc par lui-même d'une *activité autonome,* d'une activité de base suffisante pour entraîner la maturité complète des testicules.

Mais il n'en reste pas moins que, expérimentalement comme dans la nature, la lumière est capable d'accélérer fortement cette activité. Toutefois, un éclairement trop prolongé finit par produire un effet inverse : le mécanisme hypophysaire se « fatigue » et entre dans cette période « réfractaire » dont nous avons parlé, entraînant la régression des gonades. De même, une lumière intense, administrée trop tôt à des Pinsons à couronne dorée (*Zonotrichia coronata*) impubères (Miller, 1948, 1954) ou à des Moineaux impubères (Vaugien, 1954) les empêche d'entrer en maturité sexuelle. Signalons en outre l'action favorisante de l'obscurité sur l'activité spermatogénétique signalée par Vaugien (1952, *a*) chez la Perruche ondulée (*Melopsittacus ondulatus*). La lumière exerce, d'autre part, des effets variables selon son intensité, une lumière trop vive étant défavorable. La distribution de la lumière dans le temps est également d'importance. Des éclairements brefs et espacés peuvent stimuler autant qu'un éclairement prolongé. Dans l'administration discontinue de la lumière, les périodes d'obscurité semblent avoir un effet bénéfique en permettant un repos, une relâche du mécanisme gonadostimulant. En cela le rythme journalier de l'éclairement solaire semble favorable au *déroulement normal du cycle sexuel annuel.*

Mais comment ce déroulement est-il assuré et quel rôle y joue le facteur lumineux? *L'allongement quotidien des jours* qui se produit, dans l'hémisphère boréal, après le solstice d'hiver, a été tenu pour responsable de la reprise de croissance des glandes génitales. Cette notion est loin d'avoir une valeur générale. Dans maintes espèces le développement sexuel reprend au courant de l'automne, alors que les jours continuent à diminuer. Ceci peut facilement s'expliquer : après la période dite réfractaire, l'activité spontanée du mécanisme hypothalamo-hypophysaire gonadostimulant reprend progressivement, et avec elle la sensibilité de ce mécanisme à la lumière. Ainsi les effets de cette dernière peuvent-ils pratiquement augmenter bien que sa durée quotidienne continue à décroître.

Mais la lumière solaire n'est pas le seul facteur qui règle la périodicité annuelle. Cette *activité spontanée du mécanisme hypothalamo-hypophysaire*, qui revient toujours après sa phase réfractaire, de fatigue, et qui constitue un caractère héréditaire de l'espèce, suffit vraisemblablement à expliquer dans beaucoup de cas la reprise sexuelle saisonnière, à des moments de l'année variables selon les espèces. Représentons-nous bien d'ailleurs que les phases successives qui composent le cycle sexuel annuel s'enchaînent et se commandent. Le synchronisme de ce cycle avec le cycle cosmique des saisons peut *a priori* être déterminé par l'un quelconque des chaînons du cycle sexuel. Si ce synchronisme peut l'être par la reprise spontanée de l'activité hypophysaire, aidée ou non de l'action de la lumière, il peut l'être aussi par les *conditions favorables de nourriture* et voici de quelle manière. Divers auteurs ont remarqué que la ponte est déclenchée, chez maintes espèces d'Oiseaux, par une nourriture appropriée et abondante (larves, insectes, végétaux printaniers) telle qu'elle apparaît à la belle saison, souvent à la suite d'une période de pluie (Marshall, 1950, *a*, 1951, *b*; et autres auteurs). Dans ces espèces,

le mâle était sexuellement mûr depuis plusieurs semaines déjà. La femelle ne l'était qu'incomplètement. Étant donné le rôle indispensable joué par les apports alimentaires dans la constitution des réserves de l'ovocyte au cours de sa phase de grand accroissement dans l'ovaire (Clavert, 1953), phase qui doit nécessairement se produire avant la ponte, on peut, semble-t-il, admettre que lorsque les conditions de nourriture favorables à la génération (comme à l'élevage des jeunes) se réalisent au cours de la belle saison, elles permettent la poursuite de l'évolution sexuelle, momentanément suspendue, des femelles, et, indirectement, des mâles, ainsi que le synchronisme du cycle sexuel de l'espèce et du cycle cosmique de son milieu. A partir de ce moment se dérouleront, en s'enchaînant les unes les autres, les différentes étapes physiologiques du cycle reproducteur (ponte, incubation, élevage des jeunes, dissociation du couple) qui se termineront par la période réfractaire, de fatigue du mécanisme gonadostimulant, et par la période de récupération et de reprise d'activité de ce mécanisme.

En ce qui concerne la question des *hormones gonadotropes* sécrétées par l'hypophyse antérieure, on admet généralement chez les Oiseaux comme dans les autres classes, l'existence de deux hormones distinctes, une hormone folliculo-stimulante (FSH) et une hormone lutéinisante (LH), sans que l'accord soit encore fait sur la nature exacte de leurs effets. La préhypophyse produit en outre une hormone lutéotrope (LTH) ou prolactine, qui conditionne l'activité du jabot du Pigeon et, en inhibant la sécrétion de FSH, fait régresser les gonades qui cessent de sécréter leurs hormones sexuelles.

L'action gonado-stimulante de la préhypophyse présente des *différences selon les sexes* qui retentissent sur le comportement sexuel. L'activité autonome de l'hypophyse suffit, surtout lorsque l'action de la lumière s'y ajoute, à entraîner le développement du testicule et sa maturation complète. Il n'en est pas de même pour l'ovaire (sauf peut-être pour les femelles de basse-cour bonnes pondeuses, résultat d'une sélection poussée), où des *facteurs adjuvants* sont nécessaires : *nourriture* convenable et suffisamment abondante, et *stimulants psychiques*, procurés par la vue d'un Oiseau de même espèce, par les scènes de parade auxquelles le partenaire mâle se livre, par les jeux sexuels exécutés avec lui, par le coït, et par la vue du nid. Ces excitations successives amènent progressivement la femelle à maturité complète de son ovaire, par stimulation croissante du mécanisme hypothalamo-hypophysaire. Bissonnette (1941) a observé que les follicules ovariens de l'Étourneau femelle, isolée des mâles et soumise à l'action de la lumière, ne dépassent pas un diamètre de 3 millimètres. La présence d'un mâle dans une cage voisine leur fait atteindre 5 millimètres. Ils parviennent au développement complet (10 mm) lorsque la femelle, éclairée, est placée directement au contact du mâle et près d'un nid. Cette nécessité de facteurs adjuvants qui agissent par l'intermédiaire du psychisme a été reconnue dans de nombreuses autres espèces (Pigeon, Moineau, Serin, Goélands, Mouettes, etc...). La femelle d'Oiseau se révèle ainsi plus lente et plus exigeante que le mâle pour atteindre la maturité sexuelle complète. Mais le mâle, prêt plus tôt à procréer, inter-

vient activement, nous l'avons déjà mentionné, auprès de la femelle pour l'amener, par l'excitation des divers jeux sexuels, à atteindre cet état où elle acceptera de copuler et deviendra capable d'ovuler et de pondre. Par son initiative, le mâle assure la synchronisation des ardeurs et des capacités sexuelles du couple, et l'accomplissement final de la fonction sexuelle dans de meilleures conditions pour l'avenir de l'espèce, selon Howard, que si les femelles se trouvaient, dès le début de l'appariement, en pleine excitabilité sexuelle. La lutte pour un partenaire causerait, pense-t-il, une compétition exagérée au moment où les femelles arrivent sur le territoire de reproduction, et les jeunes risqueraient de naître à une époque où chaleur et nourriture leur manqueraient également (Cf. Armstrong, 1951, p. 408). Cette prise d'initiative du mâle doit trouver sa justification physiologique dans le fait que le fonctionnement du mécanisme hypophysaire gonado-stimulant est plus actif et plus facilement mis en œuvre chez le mâle que chez la femelle. Différence inhérente au dit mécanisme, selon les sexes? ou simplement sensibilité et faculté de réponse plus grandes du testicule que de l'ovaire? Quoi qu'il en soit, une fois les hormones sexuelles mises en jeu, leurs différences d'action accentuent les différences de comportement des deux partenaires du couple, l'hormone mâle incitant à un rôle plus actif et l'hormone femelle à un rôle plus passif chez les Oiseaux comme d'ailleurs chez la plupart des Vertébrés.

Notons que, sous l'angle du développement plus rapide et plus complet des gonades dans le sexe mâle, la différence observée avec le sexe femelle n'est que relative. Chez la Troupiale tricolore (*Agelaius tricolor*) Emlen(1940) a constaté que, si les testicules des mâles privés de la présence des femelles atteignent sans difficulté la maturité complète, c'est-à-dire élaborent des spermatozoïdes, leur volume n'atteint cependant, dans ces conditions, que 75 % du volume maximum. Pour que les testicules atteignent leur développement complet, la présence des femelles est nécessaire. Le mâle est donc, lui aussi, mais à un moindre degré que la femelle, tributaire de facteurs psychiques sociaux. Nous avons déjà mentionné que le jabot du Pigeon mâle se met à sécréter lorsque l'animal voit une femelle en train de couver (Patel, 1936).

b) ***Rôle des autres glandes endocrines : Thyroïde, Surrénale. Épiphyse.***

La *thyroïde* exerce une profonde influence sur la sexualité. A côté de son action générale sur les métabolismes, sur les processus d'oxydation et d'activation enzymatique dans les tissus, elle stimule l'activité hypophysaire gonado-stimulante et probablement aussi la réponse des gonades aux hormones gonadotropes (fig. 12). On peut, en administrant de la thyroïde per os ou en injectant de la thyroxine, entraîner la maturation du testicule (spermatozoïdes), stimuler le développement ovarien, voire déclencher la ponte. L'hormone thyroïdienne abaisse le seuil de réponse de la crête du Chapon

à l'hormone mâle ; c'est-à-dire rend cet organe plus sensible à cette hormone. Elle stimule fortement la croissance de la crête de la Poule et joue peut-être un rôle général important dans la sexualité en règlant les seuils de réponse de divers organes ou caractères aux hormones qui les influencent. La thyroïde

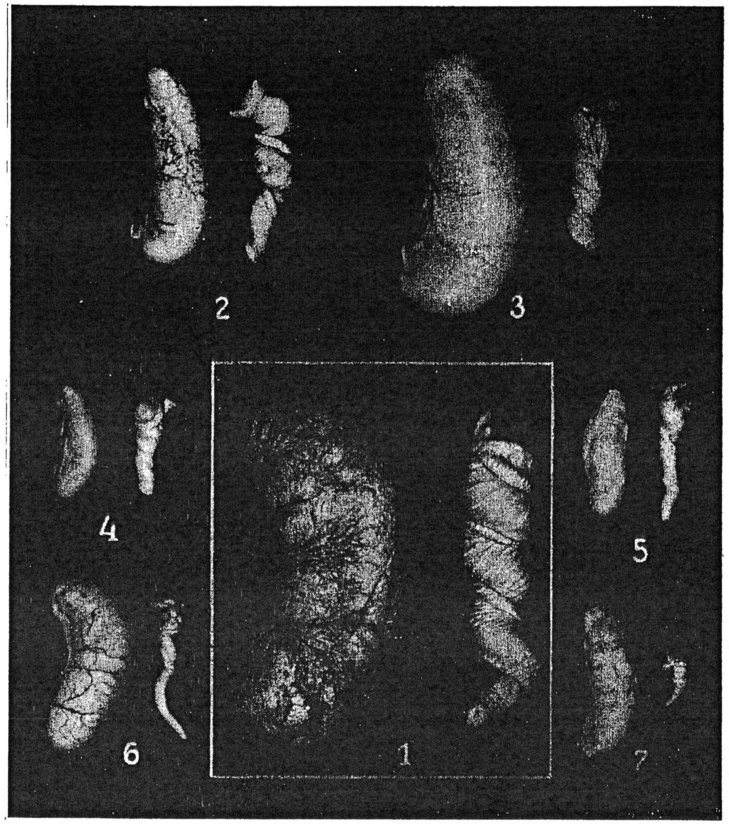


FIG. 12. — Testicules et pénis d'un Canard normal (1) et de 6 sujets thyroïdectomisés (2 à 7), tous éclairés pendant 3 semaines. On voit que l'ablation des thyroïdes entrave la croissance, conditionnée par l'éclairement, du testicule et du pénis, caractère sexuel dépendant de ce dernier (d'après J. BENOIT).

participe, d'autre part, à la croissance et au renouvellement du plumage, comme à la réalisation de certains caractères de pigmentation des plumes.

Conditionnée par une hormone préhypophysaire, mais directement sollicitée au cours de son fonctionnement par le degré d'activité des divers métabolismes, la thyroïde présente un cycle annuel d'activité, avec un maximum en hiver, causé par le froid et souvent un autre maximum en rapport avec la mue, en été.

L'action des thryoïdes ne se fait pas seulement sentir sur le fonctionnement des organes et des caractères sexuels somatiques. Elle s'exerce fortement sur le psychisme. La thyroïdectomie entraîne chez le Coq une léthargie, une apathie manifeste. Le sujet ne se tient plus droit ; il est penché en avant, la tête baissée ou pendante ou cachée sous l'aile. Il a perdu sa combativité, il ne chante plus, ne fait plus la cour, ni la parade de l'aile. Cet état est réversible. L'injection de thyroxine à des opérés leur redonne leur combativité (Blivaiss, 1947).

Tous ces faits montrent quelle importante part revient à la thyroïde, à côté de l'hypophyse, pour régler et diriger le fonctionnement des glandes génitales et du psychisme sexuel. Mais de nombreuses recherches sont encore nécessaires pour augmenter et préciser les notions acquises.

On sait bien peu de choses sur les relations entre la *glande surrénale* et l'activité sexuelle chez les Oiseaux. Parkes et Selye (1936) et Büllbring (1937) chez le Canard, Herrick et Torstveit (1938) chez le Poulet, ont observé de très fortes régressions des testicules et des caractères sexuels après la surrénalectomie. Il semble toutefois que ce résultat soit dû en grande partie au traumatisme opératoire. Leroy et Benoit (1954) ont réussi, en perfectionnant la technique d'exérèse, à n'enregistrer, après surrénalectomie totale, que des régressions testiculaires faibles ou nulles chez le Canard domestique. La surrénale subit une hypertrophie physiologique de 40 % au cours de l'ovulation de la Pigeonne (Riddle, 1923). L'injection de cortisone stimule la croissance des testicules et des organes érectiles du jeune Poulet, et fait apparaître précocement le chant, l'instinct sexuel et batailleur (Leroy, 1952).

On est encore moins renseigné sur l'intervention possible de *l'épiphyse* sur l'activité sexuelle des Oiseaux. Les résultats des expériences d'ablation sont contradictoires, certains auteurs admettant qu'en l'absence d'épiphyse la puberté du Poulet est avancée, d'autres, que les différences observées sont nulles ou non significatives.

D. — SYSTÈME NERVEUX ET MÉCANISME NERVEUX DU COMPORTEMENT SEXUEL

J. Huxley (1941) compare les Oiseaux aux Mammifères sur le plan du système nerveux et du psychisme : « Les Mammifères ont peu à peu perfectionné l'intelligence..., et avec l'ascension progressive de l'intelligence, la puissance et la fixité des instincts a diminué. Les Oiseaux, au contraire, ont conservé l'instinct comme principal soutien de leur conduite... En vérité l'anatomiste pourrait énoncer ce résultat en regardant le cerveau de l'Oiseau et du Mammifère, avant même d'avoir étudié la façon dont se comportent ces animaux. Car, alors que, chez les Mammifères, on peut constater un accroissement continu dans la taille et la complexité des hémisphères cérébraux... cette région n'est jamais éminemment développée chez aucun Oiseau, mais reste relativement petite, sans circonvolutions à sa surface ; au contraire, d'autres régions, que l'on sait être le mécanisme régulateur d'actes plus compliqués, mais plus automatiques et plus émotifs, sont, chez les Oiseaux, relativement plus volumineuses que chez les animaux à quatre pattes... Les Oiseaux sont capables de faire des choses assez compliquées sans avoir jamais reçu aucun enseignement. Le vol, tout d'abord... L'Oiseau peut construire son nid sans l'avoir appris. Même les jeunes Oiseaux qui ont été élevés dans des nids artificiels construiront... des nids du type conforme à leur espèce et ne tenteront pas de reproduire leur propre foyer du jeune âge... Les Oiseaux sont surtout instinctifs et non pas intelligents... ils doivent éprouver un vaste champ d'émotions puissantes... Cependant, comme ils ne sont pas doués de la possibilité de la pensée conceptuelle, leur émotion... n'est pas liée à l'avenir ou au passé, comme dans un esprit humain... ils ne peuvent se faire de soucis ni se tourmenter. Quand la situation créatrice de peur est passée, la peur disparaît, tout bonnement. Il en va de même de leurs instincts maternels... la mère oiseau ne se préoccupe pas du sort d'un rejeton individuel. C'est là, en vérité, la plus grosse différence entre l'Oiseau et nous. Nos facultés de pensée et d'imagination lient le présent à l'avenir et au passé ; la vie de l'Oiseau est presque totalement un manteau d'arlequin, une série d'instants qui se suffisent à eux-mêmes ».

Ce comportement instinctif qui joue un rôle si important dans la vie des Oiseaux et notamment dans leur vie sexuelle a essentiellement comme substratum anatomique le paléencéphale, c'est-à-dire les *corps opto-striés*. Centres sous-corticaux des fonctions élémentaires sensitives et motrices et des manifestations réflexes automatiques et instinctives (réflexes innés), et aussi centres supérieurs du système végétatif, ces corps opto-striés présentent chez les Oiseaux, comme d'ailleurs chez les Reptiles, un développement considérable qui tranche avec celui, très rudimentaire encore, du cortex.

Après ablation complète des *deux hémisphères* cérébraux chez le Pigeon, Schräder (1889) note que l'apathie observée par Flourens (1822) ne dure pas. Tous les actes sexuels de la parade peuvent être observés, sauf la copulation. Toutefois ces actes sexuels se déclenchent « à vide ». La présence ou l'absence d'un congénère est indifférente. Il semble que, bien que les animaux voient, tout leur est indifférent. Ils ne « sentent » plus le monde extérieur. L'ablation de la portion antérieure des deux hémisphères, le thalamus étant respecté, n'affecte guère l'activité sexuelle du Coq et de la Poule. Tout au plus le développement des testicules et la fréquence de la ponte sont-ils légèrement diminués (Ceni, 1907). Alors que l'ablation du *cortex* n'altère pas le comportement sexuel du Pigeon, la même opération, complétée par l'ablation de *l'hyperstriatum postérieur*, affecte partiellement ce comportement : il n'y a plus séquence complète des actes de la parade, la copulation, la nidification ne se produisant plus (Rogers, 1922). Des lésions bilatérales du prosencéphale (antérieur et postérieur) entraînent chez le Pigeon la disparition de tout comportement sexuel. Le coït ne s'observe plus, même après l'administration de doses massives de propionate de testostérone : un ou des centres nerveux correspondants ont

donc été détruits (Beach, 1952). Pour Patay et du Chalard (1954), l'ablation bilatérale de la région frontale de l'encéphale (cortex plus régions antérieures de l'hyper- et du néostriatum) n'entraîne pas de modifications sexuelles chez le Coq, qui reste fécond, ni chez la Poule, qui continue à pondre. L'ablation de la région postérieure du cortex, de l'hyper- et du néostriatum entraîne au contraire une régression des gonades, de la crête, une abolition de l'instinct sexuel.

On voit, dans l'ensemble, que le siège des mécanismes nerveux impliqués dans la sexualité est le paléencéphale, et principalement sa partie postérieure. On manque cependant encore de données anatomiques précises de localisation.

Considérés en eux-mêmes, ces *mécanismes nerveux* semblent être des complexes hautement intégrés, comme le pense Tinbergen et pour ainsi dire « tout montés ». Comme le fait remarquer cet auteur, les mécanismes nerveux de la reproduction sont prêts à l'action pendant toute l'année ; ils peuvent être activés en dehors de la saison prévue par l'administration d'hormones sexuelles. Une des démonstrations les plus convaincantes de l'existence de tels mécanismes nerveux organisés et prêts à l'acte est l'expérience célèbre de Hess (1943) et de ses collaborateurs, qui ont réussi, chez le Chat, à susciter, par des excitations localisées du diencéphale, des *comportements complets* d'un niveau d'intégration très élevé, de bataille, de nutrition ou de sommeil. Tous les éléments de ces comportements étaient présents et étroitement coordonnés. Chez les Oiseaux, Howard (1920) a observé que maints actes de comportement sexuel se reproduisent tous les ans à la manière de réponses toutes prêtes, s'accomplissant rapidement, avec les mêmes détails et par étapes ordonnées. C'est par exemple le cas pour la nidification ou pour la copulation. Autre argument encore, présenté par Tinbergen à propos d'une intéressante observation de Kortlandt (1940). « Chez le Cormoran (*Phalacrocorax carbo sinensis*), écrit Tinbergen (1950), bien que le comportement sexuel ne se manifeste pas en automne et au début de l'hiver, ou y soit, tout au plus, de très faible intensité, les réactions de déplacement dérivées du comportement sexuel, mais motivées par l'impulsion combative, se manifestent toute l'année durant, sans que leur fréquence et leur intensité suivent les fluctuations de l'instinct sexuel. Cette importante découverte montre nettement que le mécanisme nerveux est présent tout le long de l'année et que les fluctuations du comportement sexuel « autochtone » tiennent aux fluctuations hormonales ».

E. — ACTION DES HORMONES SEXUELLES SUR LE SYSTÈME NERVEUX

On trouvera dans le livre de F. A. Beach : *Hormones and Behavior* (1949) de nombreuses références relatives au sujet qui nous occupe. J'en résumerai ici quelques-unes brièvement : Les hormones sexuelles augmentent l'excitabilité et la sensibilité de certains mécanismes nerveux à des agents stimu-

lants ; elles abaissent les seuils des mécanismes instinctifs, contrôlent l'excitabilité des mécanismes nerveux par modification de la réaction entre acétylcholine et la choline-estérase, augmentent ou diminuent la synthèse de l'acétylcholine. L'hormone mâle augmente l'énergie des mécanismes nerveux, leur résistance à la fatigue, l'irritabilité du sympathique. Elle accentue les réflexes spinaux. La spécificité de l'action des hormones devrait être cherchée surtout dans les mécanismes nerveux (1) mais aussi un peu du côté des hormones. Le mécanisme nerveux pourrait être comparé à une serrure, dont l'hormone serait la clé.

Ces actions des hormones sexuelles sur le système nerveux central et sur les centres instinctifs supérieurs (Tinbergen) se complètent vraisemblablement par des actions périphériques au niveau des ganglions sympathiques et des terminaisons nerveuses sympathiques qui innervent les glandes génitales, les voies génitales, et les divers organes ayant la valeur de caractères sexuels secondaires. Selon Champy et ses collaborateurs Coujard, Demay et Samson, le mécanisme de l'action des hormones sexuelles sur les organes réactionnels est un mécanisme hormono-neural. Les hormones agissent par l'intermédiaire de ganglions et de fibres sympathiques annexés à ces organes, l'action du sympathique sur l'effecteur terminal semblant être, en dernière analyse, de nature chimique (médiateur chimique) (Champy, Coujard et Demay, 1950 ; Coujard, 1943).

De ces différentes recherches se dégage l'idée que le système nerveux jouerait, à ces différents niveaux, un rôle plus important qu'on ne le pensait naguère. Sans doute les hormones jouent-elles un rôle essentiel, mais le véritable caractère de la réponse, comme son existence même, relève — cela est évident — des effecteurs. L'hormone est bien motrice, mais elle n'est pas elle-même le moteur ; elle ne fait que le mettre en action.

F. — ACTION DES HORMONES SUR LE COMPORTEMENT SEXUEL

Bien que dans la très grande majorité des cas le comportement sexuel n'apparaisse que sous l'influence d'une hormone appropriée, on a observé parfois que certains actes de comportement se produisent *en l'absence de l'hormone* qui normalement les conditionne. C'est là une confirmation de la primauté de certains mécanismes nerveux sur l'hormone qui les met en

(1) On a trouvé d'intéressantes différences de composition chimique entre les cerveaux de rats mâles et femelles; ces différences varient avec la castration (Weil, 1941). Citons ici un fait dont on ignore encore la signification : le poids du cerveau de nombreux Passériformes (Mésanges, Pinsons, Bruant, Chardonneret, Rouge-gorge, Grive) varie régulièrement de 20 % environ au cours de l'année, dans les deux sexes, de juillet à novembre. Cette phase de poids maximum de l'encéphale coïncide avec la phase réfractaire de l'hypophyse, phase pendant laquelle se produit également la mue. (Vaugien, 1947).

mouvement ; ils peuvent être comparés à des « serrures » qui s'ouvrent sans leur « clé ». Chez le Coq, la castration prépubérale empêche toute éclosion de l'instinct sexuel. Mais, castré à l'âge adulte, le Chapon fait encore la parade de l'aile pendant plusieurs mois (Caridroit, 1946) ou chante encore son cocorico (Benoit, 1929). On a observé le coït chez le Chapon un an après la castration (Sellheim, 1898). Chez le Pigeon, 65 % des mâles castrés par Carpenter (1933) continuèrent indéfiniment à exhiber quelque comportement copulatoire. Riddle (1925), Riddle et Johnson (1939) observèrent des pigeons hybrides mâles complètement dépourvus de gonades et cependant dotés d'un comportement mâle prononcé, se manifestant par la pariade et la copulation. A l'inverse de ces cas, Poulsen (1951 *a*) a étudié un sujet mâle hybride de Canard domestique mâle et d'Oie domestique femelle, complètement dépourvu de toute activité sexuelle, même après des injections d'hormones gonadotropes et de testostérone, contrairement aux mâles castrés ou aux jeunes ainsi traités. Cet hybride manquait donc des mécanismes nerveux correspondant aux types du comportement sexuel normal ; chez les Pigeons de Riddle, la « serrure » fonctionnait sans clé. Ici, c'est la serrure qui fait défaut.

Mais ces quelques observations sont exceptionnelles. Très généralement, les hormones sont responsables des divers actes du comportement sexuel. Examinons dans quelles conditions et selon quelles lois :

a) Action des hormones sexuelles homologues.

Pézard obtint le premier, en 1918, le retour des manifestations normales de l'instinct sexuel chez le Chapon, grâce à des injections d'extrait de testicule de porc. Les mêmes résultats furent obtenus avec de l'*hormone mâle* chez le Chapon (Davis et Domm, 1941, 1943 ; Domm, Davis et Blivaiss, 1942). Le chant réapparaît après quarante-huit heures, le piétinement après quatre-vingt-dix heures. Cris sexuels et postures sexuelles réapparaissent après les mêmes injections chez Larus atricilla (Noble et Wurm, 1940) et Larus argentatus (Boss, 1943). Le Pinson mâle castré et injecté d'hormone mâle reprend son chant et acquiert de nouveau sa combativité (Collard et Grevendal, 1946). L'injection d'hormone mâle augmente la vigueur corporelle, la combativité et aussi la dominance (cf. plus loin).

Administrées à des Poules castrées, les *œstrogènes* conditionnent l'accroupissement et l'acceptation du mâle (Allee et Collias, 1940 ; Davis et Domm, 1941). Même résultat chez Larus atricilla (Noble et Wurm, 1940). *Les actes de comportement sexuel sont donc conditionnés par l'hormone sexuelle homologue.*

b) Action des hormones sexuelles hétérologues.

L'injection d'*hormones mâles* à des Poules fait apparaître les divers actes du comportement mâle : chant du Coq, parade de l'aile, piétinement, mais non la copulation (Allee, Collias et Lutherman, 1939 ; Hamilton et Golden, 1939 ; Domm, Davis et Blivaiss, 1942 ; Zitrin, 1942). On n'observe pas davantage le coït chez les Poules castrées, implantées de testicule (Finlay, 1925) ou injectées d'hormone mâle (Davis et Domm, 1941). De même, chez le Canari femelle, apparaissent sous l'action de l'hormone mâle, avec l'arrêt du comportement femelle, le chant du mâle, la cour, l'appariement, mais non la copulation (Shoemaker, 1939). Le coït cependant apparaît chez la Tourterelle (*Streptopelia risoria*) traitée à l'hormone mâle (Bennett, 1940).

Greffé à des Coquelets, l'ovaire de Poule détermine le comportement sexuel femelle (Domm, 1939).

Un même individu, qu'il soit mâle ou femelle, peut donc exhiber les comportements sexuels mâle ou femelle selon la nature de l'hormone injectée. En d'autres termes, *chaque individu possède le double jeu de mécanismes nerveux mâles et femelles des actes de comportement* correspondants. Mais s'il est *bipotent*, il n'est *pas toujours équipotent*, comme nous l'avons vu pour le coït. Y a-t-il là une différence génétique, en liaison avec les différences de constitution chromosomique? ou acquise sous l'influence des hormones, au cours du développement? (1).

c) Le comportement sexuel dans l'inversion expérimentale du sexe par ovariectomie gauche, chez la Poule.

L'ablation de l'ovaire gauche provoque chez la Poule une inversion sexuelle spontanée, complète, due au développement de l' « ovaire rudimentaire droit » en un testicule, porteur de spermatozoïdes et élaborateur d'hormone mâle. Cette gonade droite en effet est réduite au cours du développement embryonnaire, chez tous les Oiseaux, sauf chez les Rapaces diurnes, aux éléments de la « médulla » embryonnaire, qui chez le mâle donneront les tubes séminaux et les cellules interstitielles mâles. Le « cortex », qui formera les ovocytes, ne se développe qu'au niveau de l'ovaire gauche. Lorsqu'on enlève ce dernier, dont normalement la présence freine le développement de la gonade droite, celle-ci subit l'action des gonadotrophines hypophysaires, et donne naissance à un testicule, qui forme des spermatozoïdes et sécrète de l'hormone mâle. Cette dernière conditionne alors le développement des caractères sexuels mâles somatiques et psychiques (Goodale, 1916 ; Zawadowsky, 1922, 1926 ; Benoit, 1923, 1932 ; Domm, 1924, 1927). La crête de la Chaponne grandit, devient droite et rutilante. Son plumage acquiert la forme et les riches couleurs de celui du Coq, ses ergots poussent (ces deux caractères, par absence de l'hormone femelle). Quant au comportement (surtout étudié par Domm, 1927), il devient à peu près identique à celui

(1) Rappelons d'autres différences selon les sexes : si le plumage de Gallus domesticus est sensible à l'hormone femelle, dans les deux sexes (bipotentialité) il l'est davantage dans le sexe femelle (non équipotentialité) (Caridroit et Régnier, 1945).

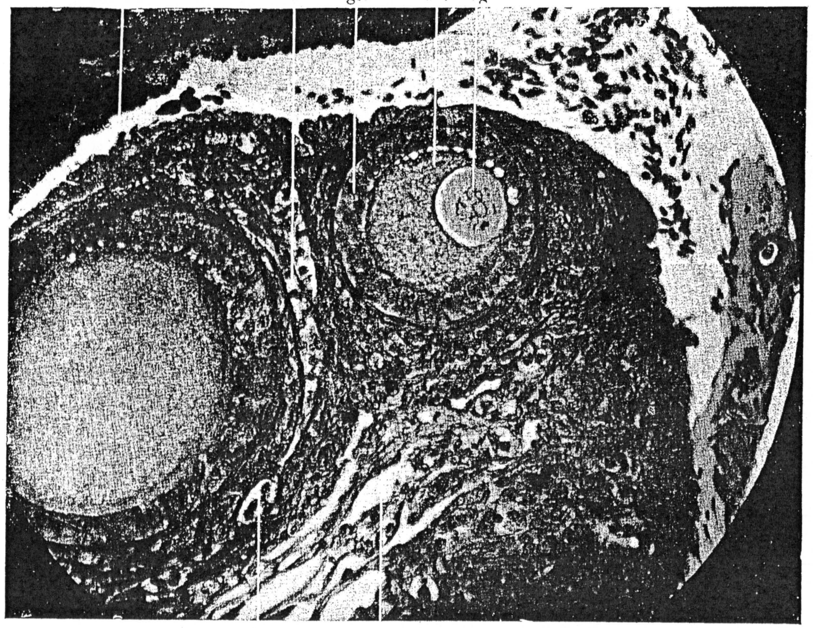


FIG. 13. — Ovaire gauche d'une Poulette de Bresse âgée de deux mois. *ép. ov.*, épithélium ovarique; *th.*, thèque folliculaire; *gr.*, granulosa; *ov.*, ovocyte; *v. g.*, vésicule germinative; *foll.*, follicule; *c. i. m.*, cellules interstitielles médullaires, de valeur mâle (elles correspondent aux cellules de Leydig du mâle); *l. m.*, lacunes médullaires, de valeur mâle (elles correspondent aux tubes séminifères du mâle) (300 diam.) (d'après J. BENOIT)

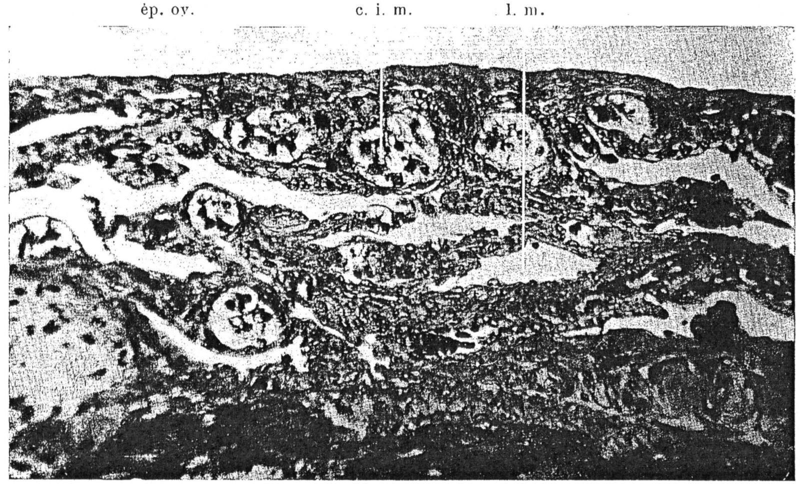


FIG. 14. — Ovaire rudimentaire droit d'une Poulette Leghorn dorée âgée de 2 mois. *ép. ov.*, épithélium ovarique; *c. i. m.*, cellules interstitielles médullaires; *l. m.*, lacunes médullaires (300 diam.) (Cellules interstitielles et lacunes médullaires correspondant aux cellules de Leydig et aux tubes séminifères du mâle) (d'après J. BENOIT).

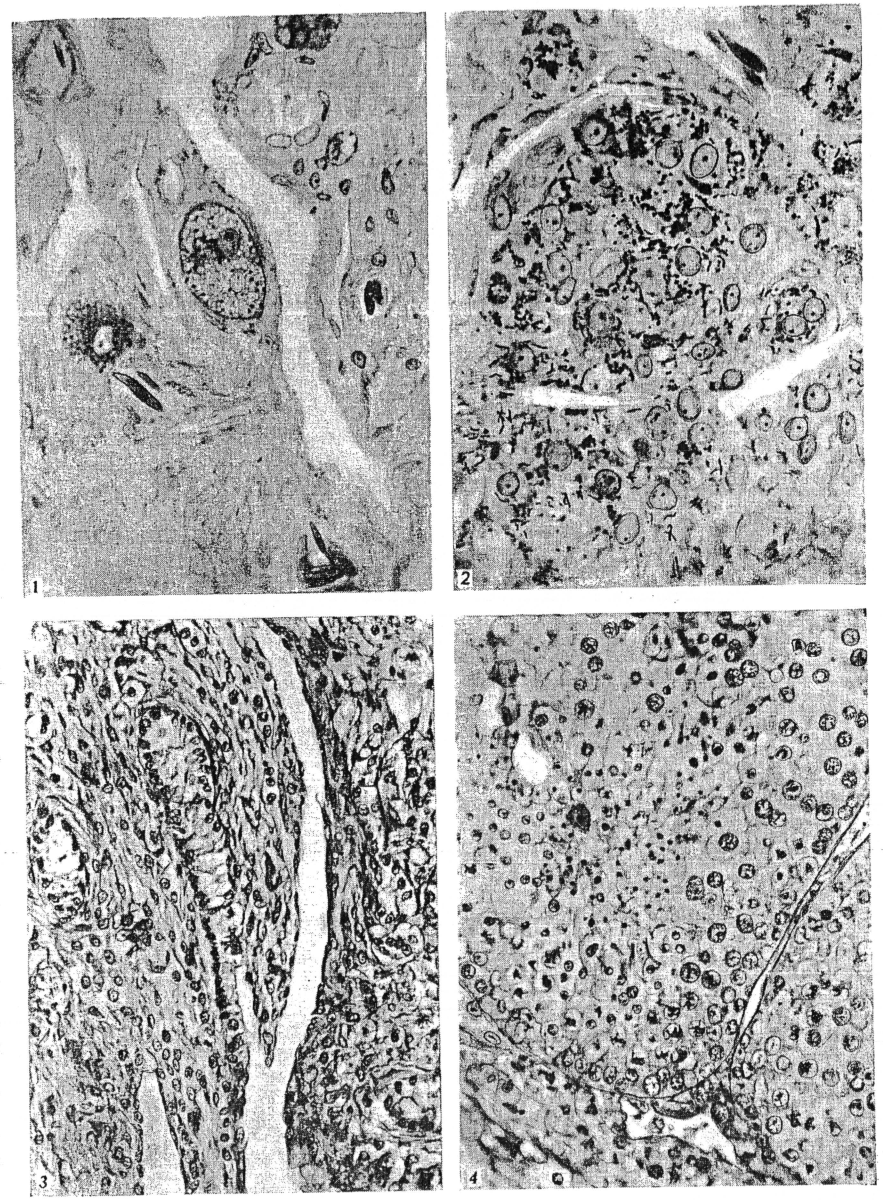


FIG. 15. — Évolution de l'ovaire rudimentaire droit en un testicule actif, chez la Poule ovariectomisée. 1. Gonade droite normale avec cellules interstitielles médullaires et lacunes médullaires (800 diam.). 2. « Réveil interstitiel glandulaire » chez une Poulette castrée depuis 12 jours : hyperplasie cellulaire et activité mitochondriale (800 diam.). 3. « Réveil lacunaire » chez une Poulette castrée depuis 3 mois (300 diam.). L'épithélium plat des lacunes s'épaissit considérablement, les lacunes deviennent des tubes sexuels. 4. Tubes séminifères avec spermatozoïdes chez une Poule castrée depuis 5 mois et demi (340 diam.) (d'après J. BENOIT).

du mâle. Le chant apparaît, l'instinct sexuel mâle se développe. La Chaponne devient agressive, attaque des Coqs, invite les Poules à manger et est consi-

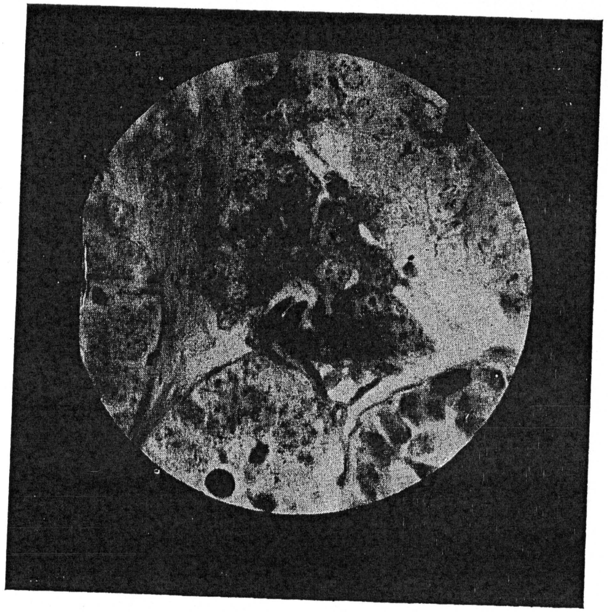


FIG. 16. — Ilôt interstitiel glandulaire dans la gonade droite, transformée en testicule, d'une Poule ovariectomisée à 26 jours et tuée à près de 3 ans. Cellules interstitielles riches en chondriome et en plastes, et identiques aux cellules de Leydig d'un Coq 750 diam.) (d'après J. BENOIT).

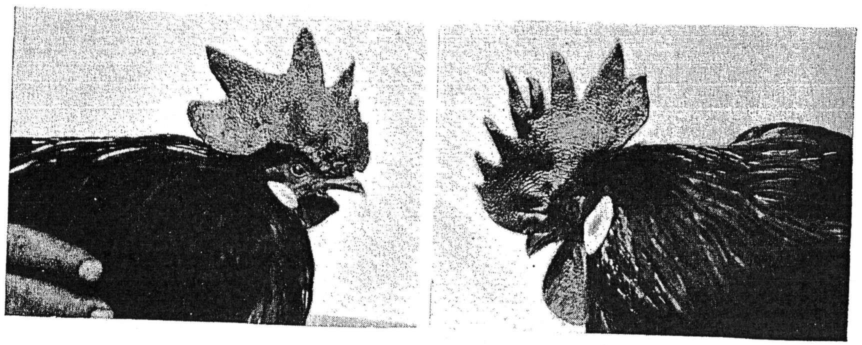


FIG. 17. — Crêtes bien développées selon le type mâle de Poules Leghorn dorées castrées à 1 mois et demi et photographiées à 1 an et à 2 ans 3 mois (d'après J. BENOIT).

dérée par elles comme un mâle. Elle gratte le sol avec ses pattes, piétine, poursuit les femelles, fait la parade de l'aile, tourne en rond autour des Poules.

Tout cela s'observe assez fréquemment chez la Chaponne. Ce qu'elle fait rarement, c'est de tenter le coït, plus rarement encore de l'accomplir. Y a-t-il chez elle déficience du mécanisme nerveux correspondant? ou insuffisance quantitative de l'hormone mâle pour l'accomplissement de cet acte? Toujours

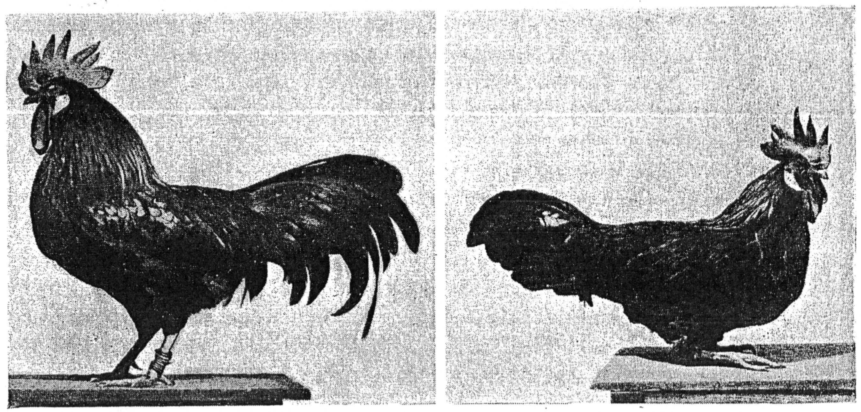


FIG. 18. — Poule Leghorn castrée à 1 mois et photographiée à 2 ans 3 mois (crête et plumage mâles), puis à 4 ans (crête mâle, le plumage a réapparu. Ce phénomène est fréquent. Il réalise une véritable bisexualité (d'après J. BENOIT).

est-il que cette inversion sexuelle expérimentale est hautement suggestive. Divers degrés de transformation ont été observés par les auteurs. Ils montrent que *le psychisme d'un même sujet peut être progressivement et complètement transformé, par l'apparition et l'augmentation progressive de l'hormone sexuelle mâle.*

d) *Anomalies apparentes.*

Dans les exemples étudiés jusqu'ici, les réponses aux hormones étaient spécifiques. Ce n'est pas toujours le cas. Davis et Domm (1941-1943) ont observé que l'injection d'œstrogènes à des Chapons les faisait cocher des Poules. Moins accentué qu'après l'injection d'androgènes, l'effet n'en est pas moins net. De même, l'hormone mâle, injectée à des femelles, peut induire un comportement femelle. C'est le cas chez Lophortyx california vallicola, dont les femelles acceptent de s'accoupler à des mâles lorsqu'elles reçoivent en implantation du propionate de testostérone (Emlen et Lorenz, 1942). C'est aussi le cas du Héron bihoreau femelle (*Nycticorax n. hoactli*) (Noble et Wurm, 1940) qui n'accepte le coït que sous l'effet de l'hormone mâle. Les hormones sexuelles déclenchent ainsi parfois des *réponses hétérosexuelles.* Il y a donc des *exceptions à la spécificité de réponse aux hormones.* On peut imaginer, écrit Beach (1949) que chaque individu contient deux mécanismes neuromusculaires antagonistes, mais dont l'un est « prépotent » par rapport

à l'autre. Chez un mâle le mécanisme mâle obéit volontiers aux hormones; le mécanisme femelle est plus ou moins réfractaire, cependant les hormones mâles peuvent le forcer.

Autres faits inattendus sur lesquels Beach attire également l'attention. Nous savons, d'après la loi de bipotentialité, de bisexualité de l'organisme, qu'on peut obtenir de ce dernier des réponses mâles et femelles aux hormones correspondantes. Mais on constate, chez certains Oiseaux, la présence normale, physiologique, de ce que l'on pourrait appeler une *bisexualité alternative* : on enregistre successivement des comportements mâle et femelle. Pendant la cour, par exemple, on observe un renversement régulier des positions d'accouplement chez le grand Grèbe crêté (*Podicipes cristatus*), la Poule d'eau (*Gallinula chloropus*) (Selous, 1901), le Terne commun (*Sterna hirundo*) (Tinbergen, 1931), le Pigeon (Whitman, 1919). Il en est de même chez le Canari : après avoir accepté le coït en femelle qu'elle est, la femelle de Canari monte parfois le mâle comme pour le cocher (Shoemaker, 1939). Le comportement mâle des femelles de l'Étourneau et du Rouge-gorge britanniques (chant et défense du territoire) est normal pendant l'automne (Bullough, 1942). Mais si les femelles se comportent assez fréquemment comme des mâles, l'inverse est également vrai, quoique moins souvent observé. On a signalé que les mâles se comportent alternativement comme mâles et comme femelles chez le grand Grèbe crêté, la Poule d'eau mâle, le Pigeon domestique (Marshall, 1922).

La cause de la bisexualité alternative peut être trouvée, pour les femelles, dans l'action de l'hormone mâle que sécrète leur ovaire. Mais cette explication n'est pas valable pour les mâles. Nous savons que l'organisme possède le double jeu des mécanismes nerveux sexuels et que l'action des hormones sur ces derniers n'est pas toujours spécifique. Sur cette base, comment peut-on expliquer les changements, souvent très rapides, du comportement sexuel? Remarquons que dans les cas envisagés, le changement d'attitude, de comportement sexuel d'un partenaire du couple sexuel paraît s'accomplir *en fonction* de celui de l'autre partenaire : dans une paire de pigeons, si l'on castre le mâle, on observe qu'au cours de la période de régression progressive de l'instinct sexuel, mâle, la femelle se met à se comporter en mâle, parce que, semble-t-il, l'instinct sexuel du mâle faiblit (Carpenter, 1933). De même, une Pigeonne appariée à un mâle sexuellement diminué par une lésion cérébrale, se met à se comporter comme un mâle (Beach, 1952). Ne pourrait-on pas considérer que, tout au moins dans ces cas, les deux partenaires sexuels s'affrontent comme dans un combat, chacun, même la femelle, ayant tendance à s'imposer à l'autre? Normalement, c'est le mâle, mû par son hormone, qui impose son comportement. Mais qu'il faiblisse, ou soit insuffisamment sexué, la femelle, également dotée d'hormone mâle, tendra à prendre le pas sur lui. Riddle (in Whitmann, 1919, p. 34) fit d'intéressantes observations chez la Tourterelle (*Streptopelia risoria*). Quand deux femelles sont laissées ensemble, elles s'apparient généralement et pratiquent tous les actes sexuels : construction du nid, copulation, ponte, etc., l'un ou les deux partenaires pouvant fonctionner comme mâle en copulation. Le taux de prédominance dans la « monte » dépend de la masculinité relative des deux femelles de la paire. Une femelle qui se comportera comme mâle avec une autre femelle pourra se comporter comme femelle avec une autre femelle particulièrement masculine. Dans une paire, chaque femelle essaie d'abord de se comporter en femelle, puis celle qui est dominante sexuellement jouera le rôle du mâle. Il est intéressant de noter que le membre « mâle » de la paire est en général d'un jour en retard sur sa partenaire pour pondre ou même peut ne pas pondre du tout : effet d'une certaine inhibition de la fonction femelle par l'hormone mâle. Retenons cependant que ces femelles à attitude mâle se comportent ainsi parce qu'elles sont avec une autre femelle; libres, elles se comportent comme des femelles. Riddle a observé, chez les mâles, les mêmes phénomènes : deux mâles placés ensemble peuvent accomplir comme deux femelles toutes les phases du cycle, l'un comme mâle, l'autre comme femelle.

Nous venons de parler de bisexualité alternative. Il y a d'autres cas, de *bisexualité simultanée*, observée chez des femelles et causée par les hormones mâle et femelle sécrétées en même temps par l'ovaire. Expérimentalement, Domm et Blivaiss (1943) ont obtenu chez des Poules injectées de propionate de testostérone, la coexistence du comportement mâle et du comportement femelle; ce dernier se traduisant par l'accroupissement et l'acceptation du mâle. Dans la nature, chez le Héron bihoreau femelle (Noble et Wurm, 1940), alors que l'ovaire mûrit progressivement et élabore des quantités croissantes d'hormone femelle, il excrète aussi de l'hormone mâle responsable de la plupart des actes de comportement, qui sont, presque tous, ceux du mâle. Le comportement sexuel comprend en effet dans les deux sexes de cette espèce, outre ceux de la parade sexuelle et du coït, la recherche du « territoire » et la construction du nid sur ce dernier. La parade sexuelle comprend, dans les deux sexes, l'ouverture du bec, le cri de reconnaissance, l'érection des plumes, la rétraction des pupilles, la protrusion des yeux; et, en outre, chez le mâle, la présentation d'une branchette de bois et le claquement du bec accompagné de sifflement, deux traits qui peuvent cependant apparaître aussi chez les femelles particulièrement actives sexuellement. Or, aucun de ces traits du comportement sexuel n'apparaît chez les jeunes mâles ou femelles injectés d'hormone femelle, mais tous sont induits par l'hormone mâle. Selon toute vraisemblance, le comportement sexuel de la femelle adulte est conditionné par l'hormone mâle normalement sécrétée par l'ovaire et qui, en quantité suffisante, peut faire apparaître aussi la présentation de la branchette et le claquement du bec.

Des *facteurs héréditaires* propres aux différentes espèces interviennent aussi dans ces phénomènes. Riddle notait que la masculinité relative de ses tourterelles est constitutionnelle, et dépend de la constitution génétique de l'Oiseau. Je rappellerai ici le travail fondamental de Lorenz (1935), où il décrivit chez les Oiseaux trois types différents de parade sexuelle : le type « Lézard », observé chez le Canard de Barbarie, où seul le mâle parade et où la femelle (ou un mâle plus faible) subit la copulation; le type « Poisson Labyrinthidé », cas de la plupart des Oiseaux : Canards, Oies, Corvidés, où

le mâle et la femelle paradent tous les deux au début et où la femelle prend ensuite un aspect intimidé et accepte le coït (une femelle forte peut se comporter en mâle vis-à-vis d'autres femelles ou de mâles faibles) ; le type « Poisson Cichlidé », où mâles et femelles paradent à égalité, et selon le type mâle, jusqu'à la fin, où la femelle accepte le coït : c'est le « mutual display » observé chez les Hérons, Cormorans, Albatros, Pétrels, Grèbes, etc.

Nous voyons donc, en définitive, que dans la classe des Oiseaux tout individu est doté du double jeu des mécanismes nerveux, mâles et femelles, de comportement et que normalement l'hormone sexuelle du sujet fait apparaître les mécanismes du sexe correspondant. Mais cette deuxième règle connaît des exceptions : l'action de l'hormone sexuelle n'est ni strictement spécifique, ni strictement indispensable, le mécanisme nerveux pouvant dans quelques cas se réaliser sans elle. Enfin l'Oiseau peut manifester un comportement bisexuel, alternatif, ou simultané, dû soit à l'action successive des deux hormones, soit à un conflit de tendances sexuelles entre son partenaire et lui-même.

Remarquons enfin, comme différence fondamentale entre les sexes mâle et femelle, que le sexe mâle est, en règle générale, entreprenant, qu'il prend l'initiative, alors que le sexe femelle est plus passif. Le mâle propose, ou impose, la femelle accepte, ou refuse. Il existe toutefois de remarquables exceptions : chez les Phalaropes, les Rhynchées, les Hémipodes, c'est le sexe femelle qui est le sexe fort. Les couleurs sont plus brillantes, la taille est plus grande, l'agressivité plus accentuée chez les femelles que chez les mâles. Il serait du plus haut intérêt d'entreprendre l'étude physiologique de ces cas curieux.

G. — ACTION DU SYSTÈME NERVEUX SUR L'ACTIVITÉ SEXUELLE

Les relations du système nerveux et des glandes endocrines (notamment des glandes hypophysaire et sexuelles) sont à double sens. Après les actions des hormones sexuelles sur le système nerveux, voyons celles qu'exerce le système nerveux sur le fonctionnement des glandes préhypophysaires et sexuelles.

Chez le mâle, Benoit (1934), Benoit et Assenmacher (1953 *a*) ont étudié le mécanisme de l'action gonadostimulante de la lumière.

L'essentiel consiste en ceci, qui fut établi chez le Canard : les rayons lumineux excitent la rétine et aussi, en traversant les tissus interposés, des centres nerveux hypothalamiques. Ces derniers stimulent à leur tour, probablement par un mécanisme neuro-humoral, le fonctionnement préhypophysaire et l'activité testiculaire. Voici quelques détails des expériences qui ont permis ces conclusions.

Placés pendant trois semaines soit à la lumière extérieure d'un ciel d'automne (fig. 19,1), soit dans une pièce chauffée (fig. 19, 2), soit à une lumière

artificielle quotidienne (quinze heures par nuit, en supplément de la lumière diurne), des Canards n'ont présenté de développement testiculaire que dans ce dernier cas (fig. 19, 3 et fig. 21 et 22) (Benoit, 1934, 1936 *c*). Les *radiations lumineuses*, non les radiations calorifiques, *stimulent fortement le développement des gonades* du Canard, et cela dans les deux sexes (fig. 20).

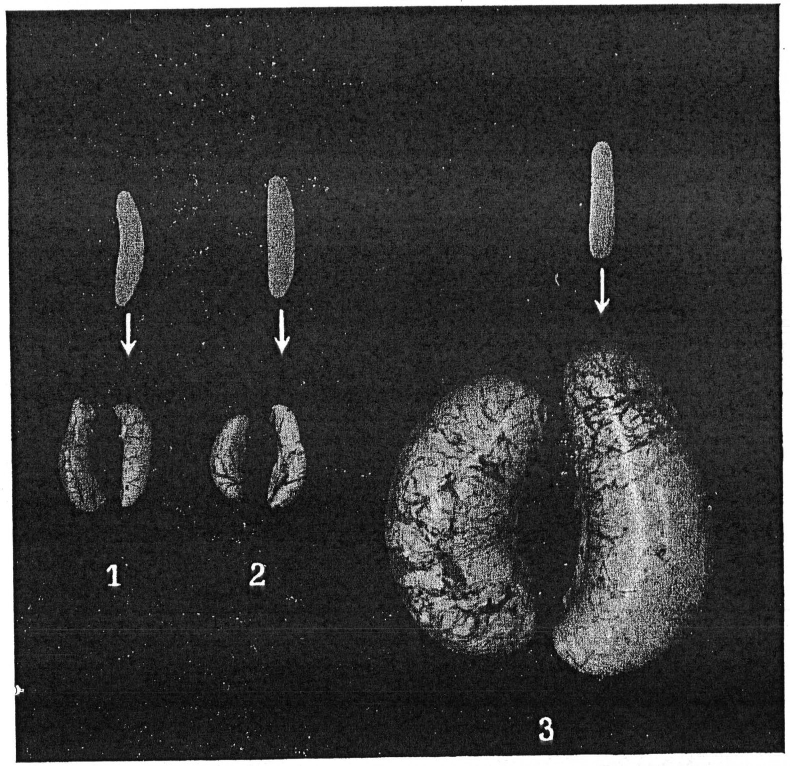


FIG. 19. — Évolution testiculaire chez 3 Canards conservés en octobre-novembre, à Strasbourg, pendant trois semaines, dans un parquet extérieur (1), une pièce chauffée (2) et une pièce vivement éclairée pendant 15 heures par jour (3). Les silhouettes des testicules gauches, dessinées au début de l'expérience, permettent, par comparaison avec les photographies des organes à l'autopsie, de voir que la lumière artificielle et non la chaleur a fortement stimulé le développement testiculaire (d'après J. BENOIT).

L'ablation de l'hypophyse antérieure supprime complètement l'action gonadostimulante de la lumière (fig. 23 et 24). L'implantation à des Souris femelles impubères de préhypophyses de Canards éclairés révèle que le pouvoir gonadotrope de ces glandes a été fortement stimulé (fig. 25). L'examen cytologique des préhypophyses démontre aussi une stimulation des cellules basophiles. L'action gonadostimulante de la lumière s'effectue donc par l'intermédiaire de la préhypophyse (Benoit, 1935 *b*, 1937).

Mais comment, par quelle voie celle-ci est-elle stimulée?

Des Canards impubères mâles sont enfermés dans des sacs d'étoffe noire percés d'un trou au niveau de chaque œil (fig. 26), ou munis d'un capuchon masquant les yeux (fig. 27). Ces deux groupes de sujets sont exposés à la

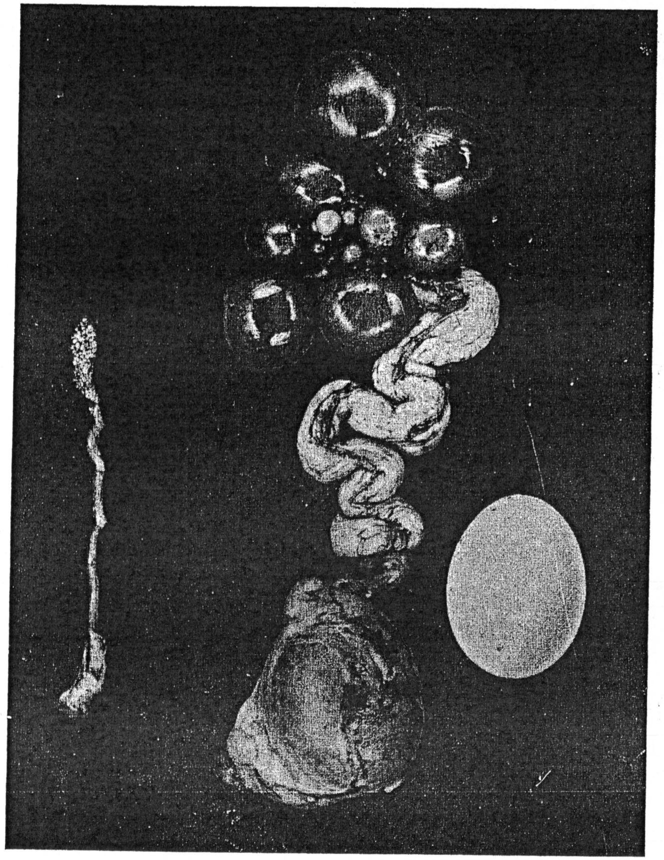


FIG. 20. — Développement de l'ovaire et de ses annexes et ponte chez une Cane impubère éclairée pendant 35 jours. A gauche : ovaire et annexes d'une Cane témoin. Plusieurs Canes ont été expérimentées simultanément dans le même enclos. L'action de la lumière n'est donc pas pure, les sujets ayant pu se stimuler réciproquement (d'après J. BENOIT).

lumière artificielle. Les testicules ne se développent que dans le premier cas (fig. 28). *La lumière agit donc au niveau de la région oculaire* (Benoit, 1935, *a*).

L'éclairage exclusif de l'œil partiellement entouré d'une substance opaque stimule davantage la croissance testiculaire du Canard impubère, lorsque

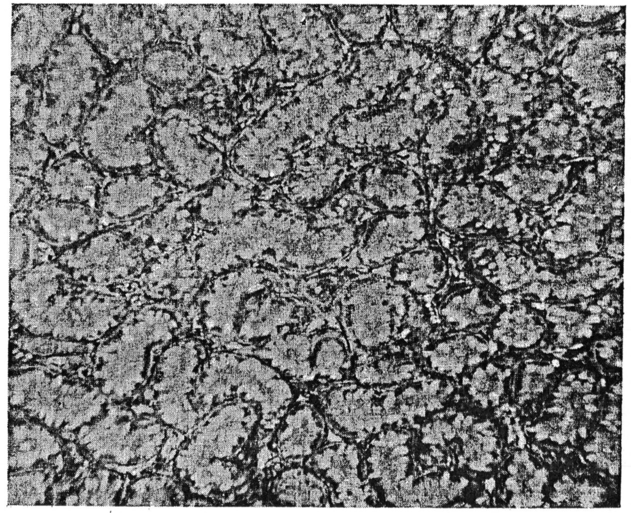


FIG. 21. — Testicule d'un Canard impubère au repos sexuel (150 diam.) (d'après J. BENOIT).

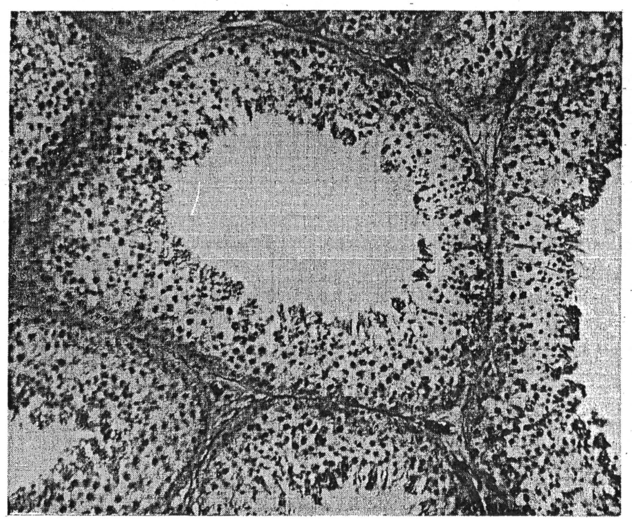


FIG. 22. — Testicule d'un Canard soumis pendant trois semaines, alors qu'il était encore impubère, à un éclairage artificiel pendant 20 heures par jour environ (150 diam.) (d'après J. BENOIT).

le nerf optique est intact que lorsqu'il est sectionné (fig. 29). *La lumière agit donc en stimulant la rétine* (Benoit, 1938 *b*).

Cette conclusion ressort également d'une expérience plus précise : des

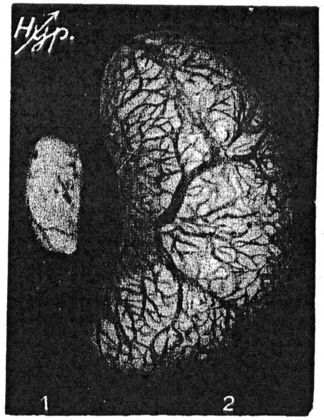


Fig. 23. — Régression testiculaire d'un Canard après hypophysectomie malgré l'éclairement artificiel. 2, Testicule gauche prélevé le jour de l'hypophysectomie (12 g. 8). 1, Testicule droit prélevé 15 jours plus tard (0,6 g.) (d'après J. Benoit).

Canards impubères mâles sont fixés sur des planches et disposés par paires

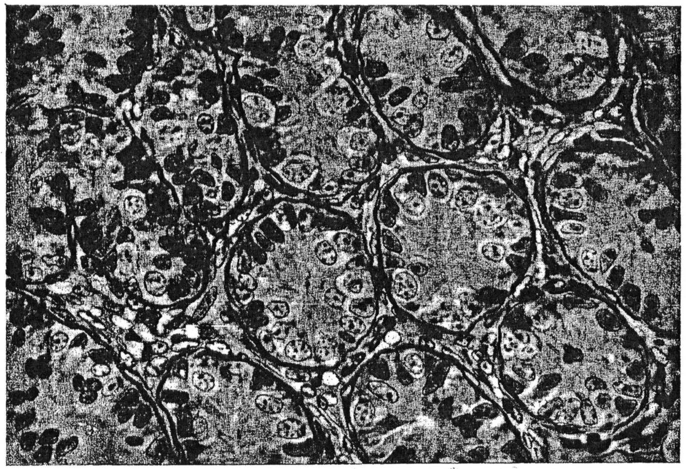


Fig. 24. — Testicule d'un Canard hypophysectomisé et éclairé artificiellement depuis 47 jours. Repos complet des tubes sexuels et des cellules interstitielles, malgré l'éclairement (600 diam.) (d'après J. Benoit).

à des distances régulièrement croissantes d'une source lumineuse unique. Un sujet de chaque paire subit la section du nerf optique. Après cinq ou six séances d'éclairage, de quinze heures chacune et espacées de cinq jours, les

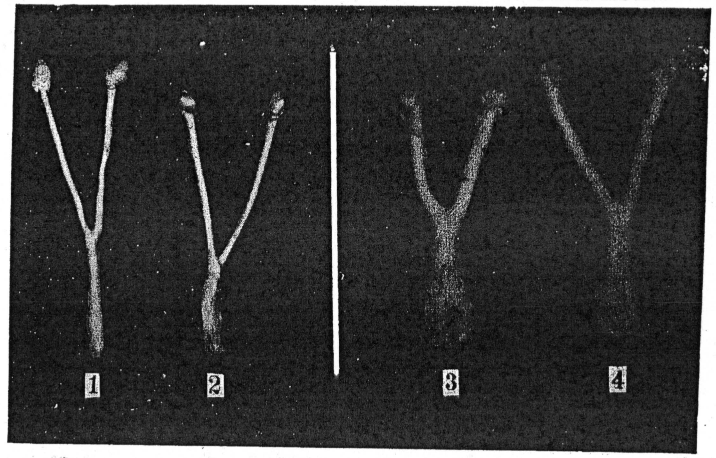


Fig. 25. — Activation par la lumière artificielle de la préhypophyse de Canard démontrée par l'implantation à la Souris femelle impubère. Tractus génitaux de Souris implantées chacune de deux préhypophyses provenant de Canards au repos sexuel (1 et 2) et de Canards activés par la lumière (3 et 4) (d'après J. Benoit).

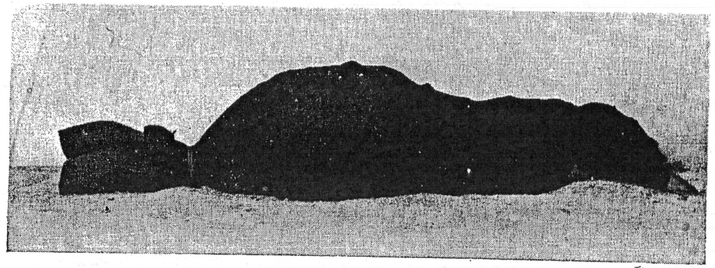


Fig. 26. — Canard impubère enfermé dans un sac d'étoffe noire perforé au niveau des yeux et exposé à la lumière artificielle. Ses testicules entreront en croissance (d'après J. Benoit).

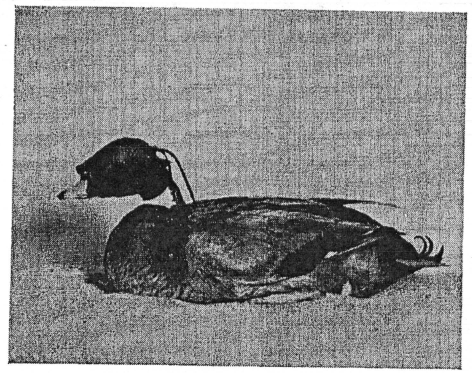


Fig. 27. — Canard impubère muni d'un capuchon d'étoffe imperméable à la lumière et soumis à l'éclairage artificiel. Ses testicules resteront petits (d'après J. Benoit).

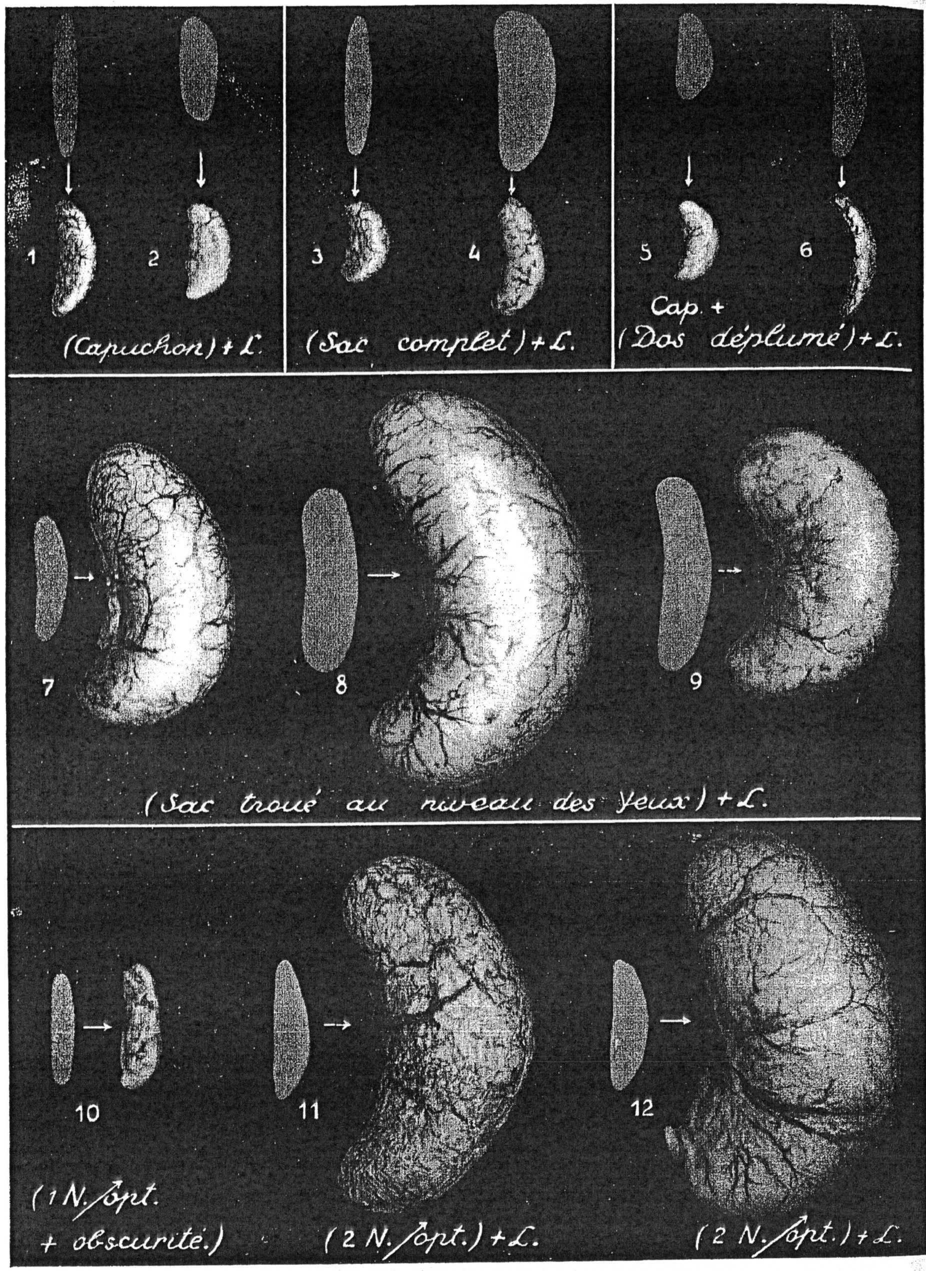


FIG. 28. — Évolution des testicules gauches de Canards normaux et à nerf optique sectionné soumis à diverses expériences d'éclairement. (Les silhouettes grises, dessinées au début de l'expérience, permettent d'apprécier l'évolution testiculaire au cours de cette dernière). On voit que ni l'éclairage de tout le corps (1 à 6), ni le traumatisme causé par la section du nerf optique (10), n'ont entraîné de développement testiculaire. Celui-ci se produit lorsque l'éclairage est localisé au niveau des yeux (7 à 9) mais aussi lorsque les nerfs optiques sont coupés (11, 12). Des expériences particulières (cf. fig. 29 et 30) montrent cependant que la rétine joue un rôle certain dans la gonadostimulation (d'après J. BENOIT).

testicules sont nettement moins développés chez les sujets à nerf optique

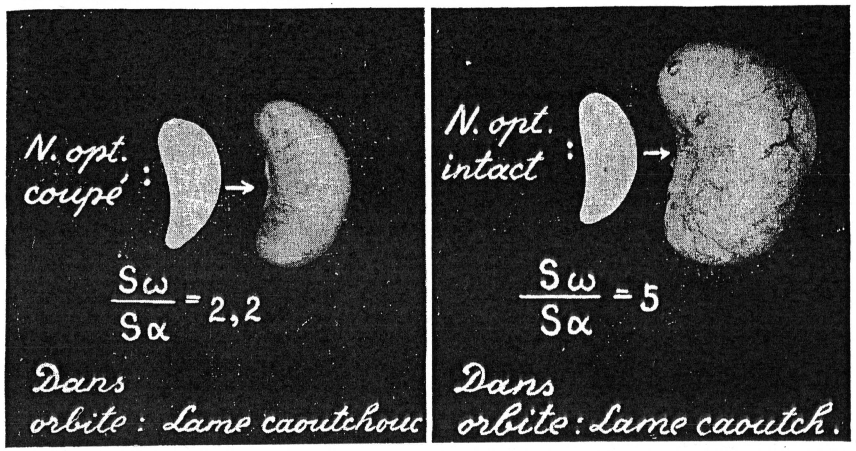


FIG. 29. — L'éclairage exclusif de l'œil partiellement entouré d'une substance opaque stimule davantage la croissance testiculaire du Canard lorsque le nerf optique est intact (57 h. 1/2 d'éclairage, en 5 séances, pendant 25 jours) (Grandeur natur.) (d'après J. BENOIT).

sectionné (fig. 30). Les différences entre les courbes des sujets normaux et des sujets à nerf optique sectionné expriment la *part prise par la stimulation*

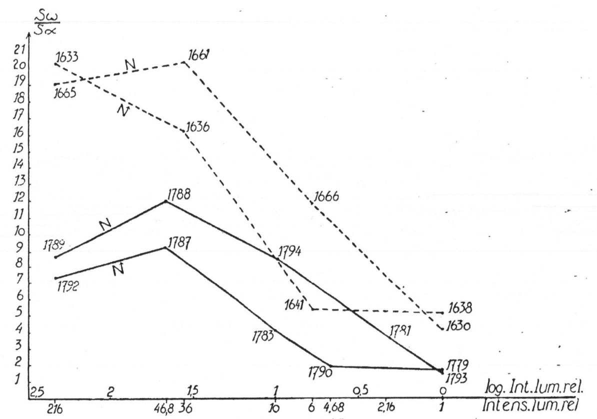


FIG. 30. — 2 groupes de Canards impubères furent soumis à des éclairages d'intensité progressivement croissante. Dans chaque groupe, la moitié des sujets subirent la section du nerf optique (N̸). Les réponses testiculaires de ces derniers sujets, indiquées par les variations des surfaces des silhouettes testiculaires au cours de l'expérience, sont moins fortes que celles des sujets normaux (N). Ceci indique que la rétine joue un rôle dans la gonadostimulation. Mais le fait que les sujets opérés (N̸) répondent à la lumière montre aussi qu'elle a affecté des photorécepteurs profonds (d'après J. BENOIT et ASSENMACHER).

rétinienne à la croissance testiculaire. Mais les réponses positives des sujets à nerf optique sectionné attestent bien que *la lumière a aussi stimulé les testi-*

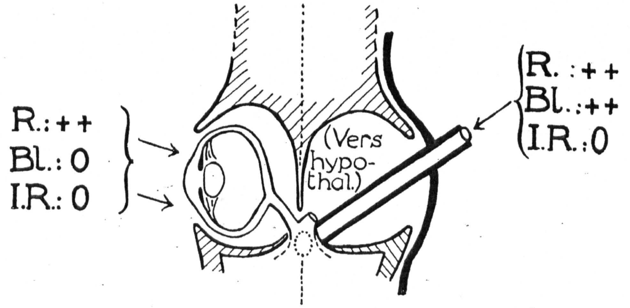


FIG. 31. — Schéma d'une coupe horizontale d'une tête de Canard, passant par les orbites. Hypophyse en pointillé. Dans l'orbite droite, vidée du globe oculaire, une baguette de quartz, argentée extérieurement et enveloppée de papier noir, permet de diriger des rayons lumineux directement sur la région hypothalamique. Indication des réponses testiculaires aux rayons rouges et bleus (forte réponse), et infrarouges (réponse nulle). Éclairant une région oculaire normale (côté gauche de la figure), les rayons rouges agissent fortement, les rayons bleus sont sans effet : ils sont inactifs sur la rétine; d'autre part les tissus les arrêtent, les empêchant d'exciter l'hypothalamus.

cules par un autre récepteur que la rétine (Benoit, Assenmacher et Walter

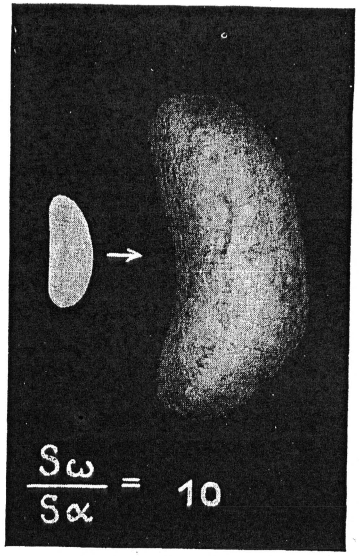


FIG. 32. — Stimulation testiculaire obtenue chez un Canard en 25 jours par l'éclairement direct, au moyen d'une baguette de quartz, de la partie antéro-supérieure de l'hypothalamus (60 heures d'éclairement avec lumière blanche, en quatre séances) (d'après J. BENOIT) (Grand. nat.).

1953). Ceci ressortait déjà d'expériences préalables dans lesquelles ni la section des deux nerfs optiques ni l'énucléation des deux globes oculaires n'avaient

empêché la lumière de stimuler fortement les testicules (Benoit, 1935 *c*, *d*). La conduction directe de rayons lumineux par un tube de verre ou par une baguette de quartz (fig. 31) jusqu'au niveau de la région hypophysaire (et de l'éminence médiane) ou de la région hypothalamique (niveau des noyaux supraoptiques et paraventriculaires) avait d'ailleurs, en stimulant fortement la croissance des gonades, révélé *l'existence d'un* (*ou de plusieurs*) *photorécepteurs profonds, situés dans l'hypothalamus* (fig. 32) (Benoit, 1937, 1938 *a;* Benoit,

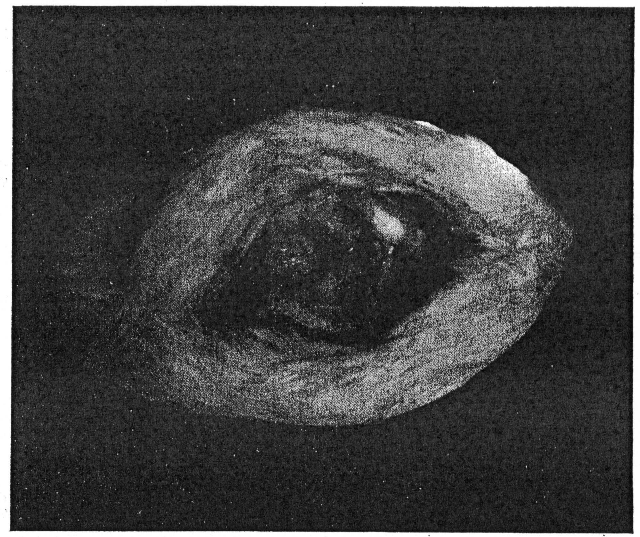


FIG. 33. — Cavité cranienne d'un Canard, vidée de son encéphale et vue de haut. En haut à gauche on reconnaît par sa convexité la cornée de l'œil. La région oculaire est éclairée par une lampe dont l'œil, faisant office de lentille, projette une image déformée sur la paroi osseuse du fond de l'orbite. Cette image matérialise la pénétration importante des rayons lumineux, par la « lucarne oculaire », jusqu'à l'encéphale et notamment la région hypothalamique (d'après J. BENOIT, ASSENMACHER et MANUEL).

Walter et Assenmacher, 1950). Dans les conditions normales, les radiations lumineuses les plus pénétrantes (oranges et rouges) atteignent facilement les centres profonds, après avoir traversé tous les tissus interposés. L'observation directe (fig. 33) et la mesure précise révèlent combien, contre toute attente, la quantité de lumière pénétrant ainsi est importante (Benoit, Assenmacher et Manuel, 1953).

Il existe donc *deux groupes de photorécepteurs, superficiel* (rétinien) et *profonds* (hypothalamiques) qui, soumis à un éclairement, stimulent l'hypophyse et les gonades. Ces deux groupes de récepteurs, reliés entre eux par les nerfs optiques et par des connexions intra-cérébrales, font partie d'une *même chaîne nerveuse*, qui paraît se terminer, physiologiquement, à la surface

de l'éminence médiane, où il semble bien qu'un mécanisme neuro-humoral, dont je parlerai plus loin, assure la transmission à la préhypophyse des exci-

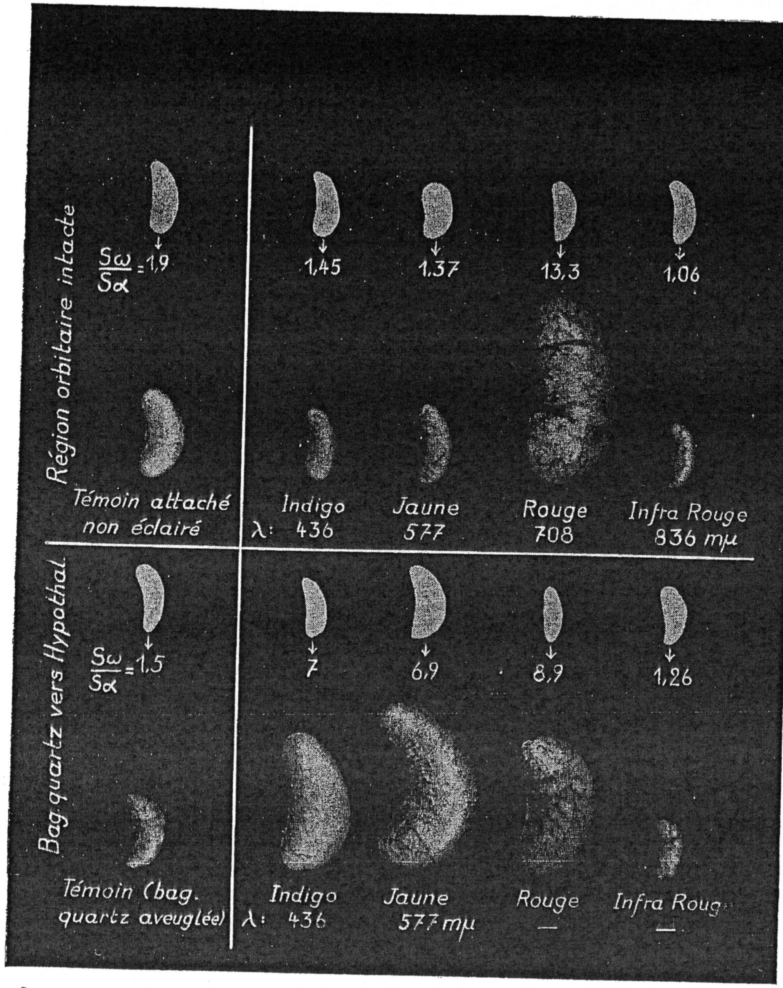


FIG. 34. — Différentes réponses des testicules de Canards impubères aux mêmes radiations lumineuses (indigo, jaunes, rouges, infrarouges) dans les conditions normales (moitié haut) et lorsque ces radiations sont directement conduites à la région hypothalamique par une baguette de quartz (moitié bas). Dans le premier cas, les sujets ne répondent qu'au rouge. Dans le second, ils répondent aussi au jaune et à l'indigo (Gross. 0,5 environ) (d'après J. BENOIT, WALTER et ASSENMACHER).

tations nerveuses provoquées par les radiations lumineuses. Mais deux faits inattendus, touchant les propriétés du récepteur superficiel, rétinien, sont révélés par l'expérience :

La rétine et les récepteurs profonds n'ont, ni qualitativement, ni quantitativement, les mêmes sensibilités aux radiations lumineuses. La conduction directe à l'hypothalamus, par la baguette de quartz, de radiations lumineuses monochromatiques montre que les récepteurs profonds sont stimulés par les diverses radiations du spectre visible (indigo, bleu, jaune, orange, rouge) (Benoit, 1938 *a*, Benoit et Ott, 1944, Benoit, Walter et Assenmacher, 1950). La fonction gonadostimulante de la *rétine*, au contraire, *ne répond ni à l'indigo*

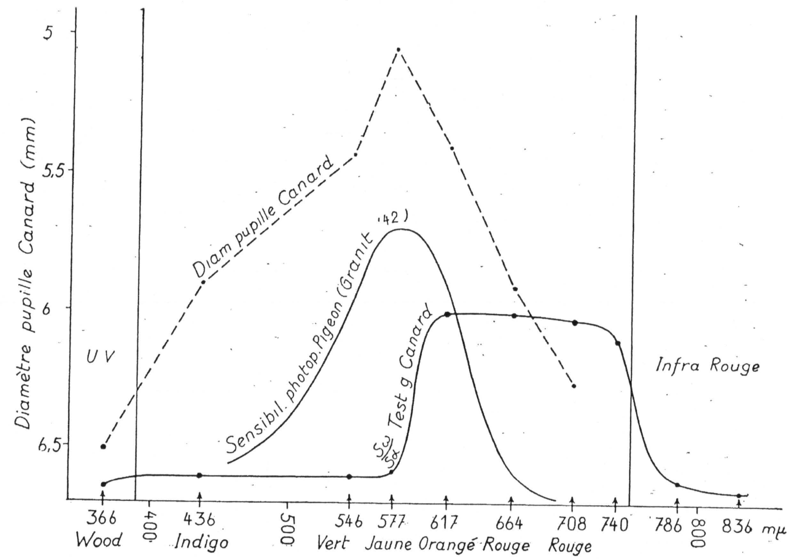


FIG. 35. — Courbes de réponse du testicule du Canard et des sensibilités visuelles à diverses radiations colorées chez le Pigeon (sensibilité photopique) et le Canard (le diamètre de la pupille traduit le réflexe pupillaire). La sensibilité *visuelle* de la rétine de ces deux Oiseaux est maximum dans le jaune et diminue fortement vers le rouge. Au contraire, du point de vue du réflexe photo-sexuel, la rétine du Canard ne répond pas au jaune, mais à l'orangé et au rouge (d'après J. BENOIT, ASSENMACHER et WALTER).

ni au bleu ni au vert ni au jaune (fig. 34). Sa photosensibilité doit se situer dans le rouge orange. D'autre part, la détermination des coefficients d'absorption par les tissus interposés des radiations qui pénètrent ces tissus jusqu'aux centres profonds (Benoit, Assenmacher et Manuel, 1953) ainsi que certaines expériences particulières (Benoit et Assenmacher, 1954) montrent que *la photosensibilité des récepteurs profonds* en eux-mêmes, lorsqu'ils sont directement éclairés, *est plus grande que celle de la rétine.*

Deuxième fait inattendu : comme je viens de le dire, dans les conditions expérimentales que nous avons observées (Benoit, Walter et Assenmacher, 1950), les radiations monochromatiques jaunes (577 mμ) se sont montrées inopérantes vis-à-vis de la gonadostimulation, alors qu'on sait que chez les

Oiseaux, et nous l'avons vérifié pour le Canard (Benoit, Assenmacher et Walter, 1952), *c'est dans le jaune que la rétine présente son maximum de sensibilité, quant au phénomène de la vision* (fig. 35). Nous sommes donc amenés à conclure que le phénomène par lequel l'œil transmet des stimuli nerveux à l'hypothalamus, est *distinct de la fonction visuelle proprement dite.*

Précisons le dernier chaînon, par lequel l'hypothalamus, stimulé par la lumière, directement ou par l'intermédiaire de la rétine, transmet une

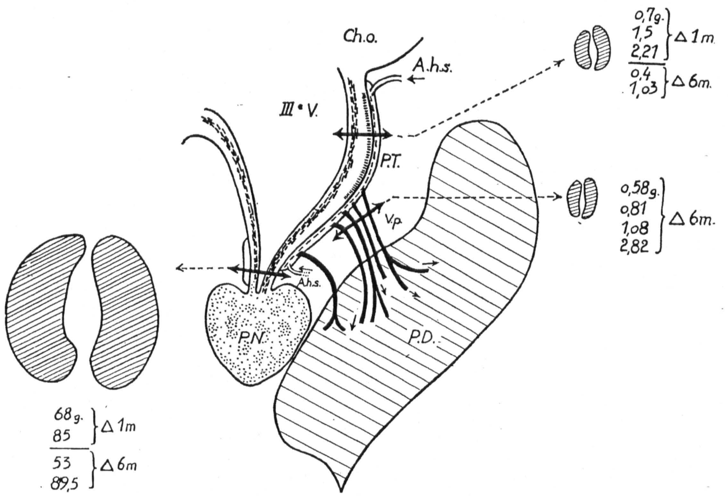


FIG. 36. — Représentation schématique :

1, de la vascularisation de la préhypophyse. Le sang lui parvient par des veines portes, après avoir circulé dans un réseau capillaire (trait discontinu) à la surface de l'éminence médiane. Dans la partie haute de cette éminence sont distribuées des anses nerveuses particulières et des grains de substance neuro-sécrétoire (petits traits juxtaposés);

2, de trois expériences de mischotomie, tractotomie et éminentiotomie. Après un mois d'éclairage, les testicules sont très fortement conditionnés (mischotomie) ou sont restés très petits (tracto- et éminentiotomie) (d'après J. BENOIT et ASSENMACHER).

excitation fonctionnelle à la préhypophyse (ou pars distalis). La rareté des fibres nerveuses contenues dans cette glande et l'absence de fibres nerveuses reliant l'hypothalamus à la préhypophyse nous a fait renoncer à une théorie de conduction purement nerveuse. L'étude détaillée de la région hypothalamo-hypophysaire nous a montré, chez le Canard (Benoit et Assenmacher, 1950, 1951 ; Assenmacher, 1952) que la presque totalité ou la totalité (selon les sujets) du sang qui irrigue la pars distalis lui parvient, par l'intermédiaire d'un faisceau de veines portes, d'un riche réseau capillaire qui, alimenté par des artérioles issues des carotides, recouvre une grande partie de l'éminence médiane. Le sang qui parvient à la pars distalis a donc circulé à la surface de l'éminence médiane (fig. 36). Or, à quelques microns ou fractions

de micron de ce réseau capillaire, se trouvent, dans la couche toute superficielle de l'éminence médiane, d'une part des anses nerveuses très nombreuses (fig. 37 et 38) qui proviennent de certains noyaux hypothalamiques, et d'autre part une substance granuleuse finement divisée qui se colore électivement par les méthodes de Gomori à l'hématoxyline-chromique-phloxine (1941) ou à la fuchsine paraldéhydique (1950) (fig. 39). Cette substance est analogue à celle dont divers auteurs (Scharrer, 1928 ; Bargmann, 1949 ;

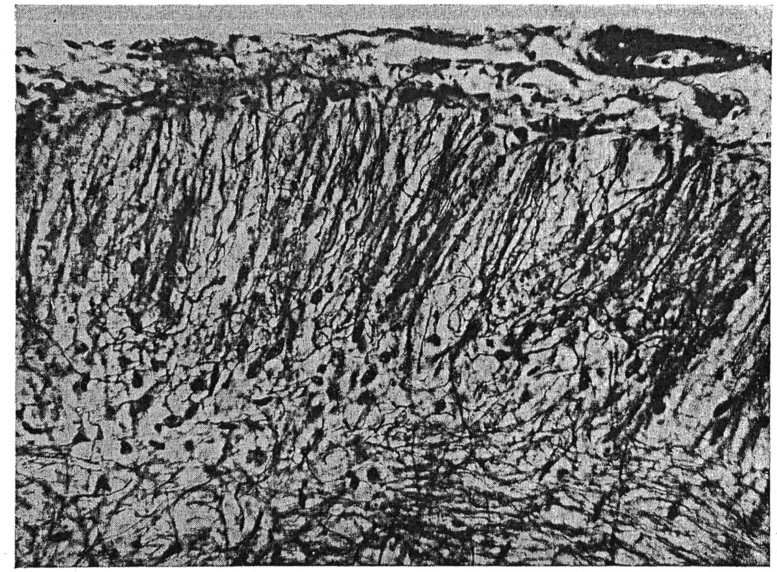


FIG. 37. — Couche superficielle ou « couche des anses » de l'éminence médiane du Canard (technique de Bodian, 370 diam.). De très nombreuses anses nerveuses, parallèles entre elles et perpendiculaires à la surface de l'éminence, affleurent cette surface, juste au-dessous du réseau capillaire sous-tubéral (d'après J. BENOIT et ASSENMACHER).

Scharrer et Scharrer, 1954) ont montré, chez divers Vertébrés, qu'il s'agissait d'une substance neuro-sécrétoire élaborée par les cellules des noyaux supra-optiques et paraventriculaires et supportant les hormones considérées jusque là, à tort, comme étant d'origine posthypophysaire. De fait, nous retrouvons la substance neuro-sécrétoire notamment dans les noyaux supraoptiques et paraventriculaires. Tout suggère, dans nos images histologiques, l'existence au niveau de l'éminence médiane d'un mécanisme neuro-humoral qui lierait fonctionnellement l'hypothalamus à la préhypophyse. L'expérience paraît confirmer cette vue (fig. 34). La section du faisceau hypothalamo-posthypophysaire au niveau de la tige pituitaire (mischotomie) n'empêche nullement la lumière de stimuler hypophyse et gonades. En revanche, la section de ce faisceau au niveau de l'éminence (éminentiotomie haute) ou celle du tractus

contenant les veines portes qui vascularisent la préhypophyse (tractotomie) entraînent une régression des testicules et empêchent toute action gonadostimulante de la lumière (Assenmacher et Benoit, 1952 ; Benoit et Assenmacher, 1953 *b*) (fig. 40). Il semble bien que la pars distalis n'exerce plus sa fonction gonadotrope lorsqu'elle est privée du sang qui normalement circule au contact de la région spéciale de l'éminence médiane richement pourvue

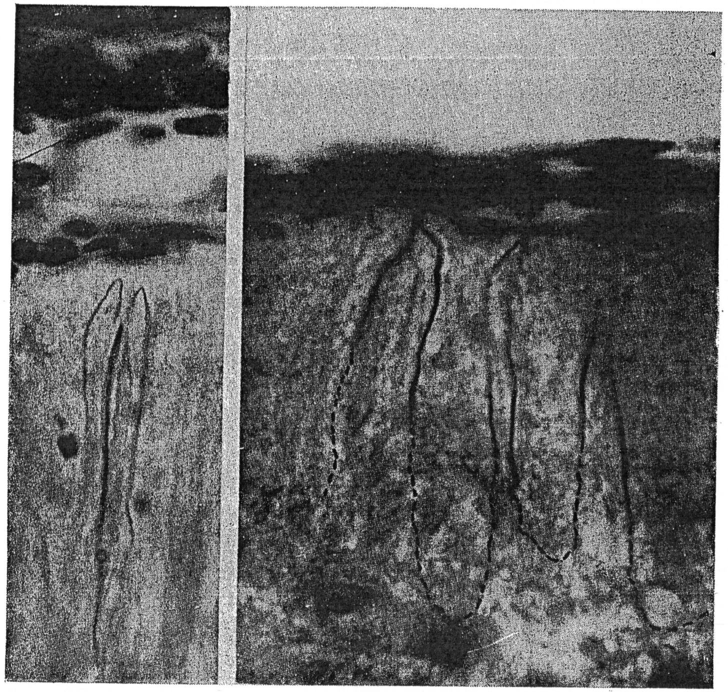


FIG. 38. — Partie superficielle de l'éminence médiane d'un Canard adulte, recouverte de la pars tuberalis et traitée au Bodian (1 300 diam.). A gauche : quatre anses nerveuses, dont une est vue de profil. A droite, trois anses sur le trajet de la même fibre (d'après J. BENOIT et ASSENMACHER).

d'anses nerveuses et de substance neuro-sécrétoire et qu'elle reçoit seulement celui qui provient de régions banales de l'éminence médiane. Ces faits constituent un argument favorable à l'hypothèse d'un conditionnement neurohumoral de l'hypophyse antérieure par l'hypothalamus, hypothèse déjà émise par Green et Harris, en 1947.

Telles sont les expériences et les conclusions qui nous permettent de comprendre, dans ses grandes lignes, le mécanisme par lequel les radiations lumineuses, excitant des formations nerveuses, stimulent l'hypophyse antérieure et les glandes génitales. Dans cette étude, nous avons vu que la rétine

exerçait une fonction autre que la fonction visuelle. Mais il est des cas où la fonction visuelle, en tant que telle, et le psychisme correspondant, interviennent avec netteté pour stimuler les gonades. Cela a été démontré chez le Pigeon mâle par Craig (1911), qui observa que le jabot d'un sujet mis en présence

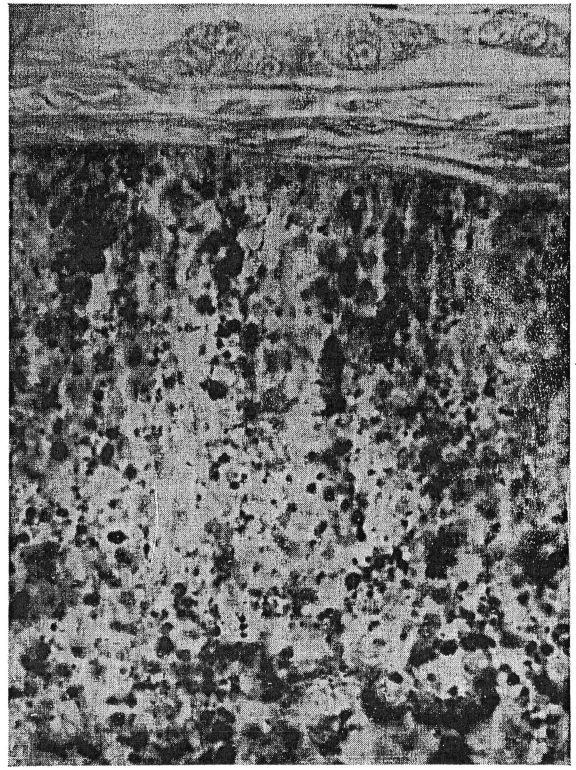


FIG. 39. — Couche superficielle de l'éminence médiane d'un Canard montrant les grains de substance neuro-sécrétoire, colorée par la technique à la fuchsine paraldéhydique de Gomori (950 diam.).

d'une femelle se mettait à sécréter lorsqu'il la voyait en train de couver ; il s'agit là d'un réflexe opto-pituito-sexuel au cours duquel la vue de la femelle couvant stimule la sécrétion par l'hypophyse de prolactine qui induit à son tour le fonctionnement du jabot. C'est là un exemple net de ces *facteurs de groupe*, sociaux, par lesquels les animaux réagissent les uns sur les autres. Les Oiseaux mâles en général s'excitent mutuellement, mais sont surtout excités à la vue des femelles. Les mâles de Troupiale tricolore (*Agelaius tricolor*) étudiés par Emlen (1940) acquièrent, lorsqu'ils sont privés de femelles, un développement testiculaire déjà considérable, avec spermatozoïdes, mais

le volume testiculaire ne dépasse pas 75 % du volume maximum. Celui-ci n'est atteint que chez les mâles que l'on laisse avec leurs compagnes.

Ces facteurs visuels et psychiques sont plus accentués encore chez les

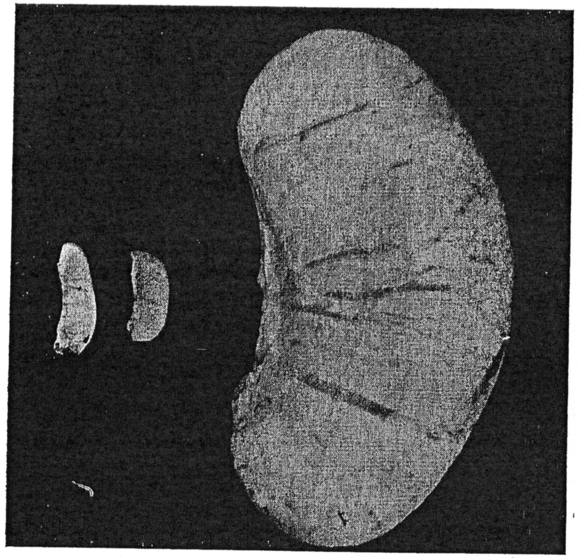


FIG. 40. — Testicules gauches de trois Canards soumis à la tractotomie, à l'éminentiotomie et à la mischotomie, puis éclairés pendant un mois environ (Grand. natur.). Les lésions de l'éminence et des veines portes ont empêché la gonadostimulation (d'après J. BENOIT et ASSENMACHER).

Oiseaux femelles, où leur présence s'avère généralement indispensable pour déclencher la ponte. Nous en parlerons plus tard à l'occasion de l'étude de cet acte sexuel.

IV. — PHASES SUCCESSIVES DU COMPORTEMENT SEXUEL AU COURS DU CYCLE SEXUEL SAISONNIER

Les Oiseaux qui vivent dans la nature subissent au cours de l'année l'influence de leurs hormones gonadotropes et sexuelles et présentent un développement progressif et coordonné des différents organes liés à la reproduction et de leur comportement sexuel. Celui-ci passe par des *phases successives* que l'on peut ainsi diviser et ordonner dans le temps :

1° Phase initiale de *conquête* et *défense du territoire* par le mâle, sexuellement en avance sur la femelle (apparition de l'instinct d'isolement, de l'instinct combatif et du chant du mâle).

2° Phase prénuptiale de *conquête de la femelle* par le mâle (appariement ou pariade, ou accouplement, avec les parades et jeux sexuels, qui excitent

progressivement la femelle et préparent le synchronisme du couple) (phase de prœstrus de Howard, 1935, ou de fiançailles).

3° Phase nuptiale de *copulation* et *nidification* (phase d'œstrus de Howard) (le mâle et la femelle sont synchronisés et actifs au maximum).

4° Phase de *ponte*.

5° Phase parentale d'*incubation des œufs* puis d'*élevage des jeunes* (phase d'ancœstrus de Howard). Décroissance progressive de l'attraction sexuelle réciproque des conjoints.

Avant d'étudier successivement ces différentes phases et leur conditionnement physiologique, jetons avec Bullough (1942) un coup d'œil synthétique sur les étroites corrélations qui existent, chez l'Étourneau anglais mâle (*Sturnus vulgaris*), entre le volume des gonades et le comportement sexuel :

Mois.	*Etat du testicule.*	*Actes de comportement.*
Juillet-août.	Repos — volume minimum.	Chant tranquille — rares visites de trous pour nids — vie en *communauté*.
Sept.-octobre.	Début de croissance testiculaire (1).	*Chant* devient bruyant, éclatant, prolongé — fréquentes visites de trous pour *nids* — Début de l'*appariement*.
Automne.	Croissance graduelle du testicule.	Augmentation graduelle de l'activité sexuelle. Attachement croissant au nid et au conjoint — *intolérance sociale* croissante.
Fin décembre.		Vie sociale remplacée par la *vie à deux*.
Mi-février.		*Nidification* commence.
Avril.	Complet développement.	Instinct sexuel complètement développé — *copulation* — *ponte* — *élevage* des jeunes.
Juin.	Régression.	*Cessation* des activités précédentes. Les conjoints se séparent et perdent leur attachement aux lieux de nidation. La *vie sociale, commune*, reprend.

Après cet aperçu général du cycle observé dans un cas particulier, examinons successivement les différentes phases du comportement sexuel au cours du cycle saisonnier. Des observations très nombreuses ont été faites par divers auteurs. Nous nous limiterons à un exposé succinct en insistant sur les facteurs de motivation et les déclencheurs qui interviennent dans l'accomplissement des actes de comportement. Nous parlerons des Oiseaux sauvages et aussi — quand il y aura lieu — des Oiseaux domestiques qui ont été plus souvent soumis à l'expérimentation. Nous négligerons le problème de la migration qui fera l'objet d'un autre rapport de ce colloque.

(1) Chez l'Etourneau continental, le testicule ne commence à croître qu'en février.

1° Conquête et défense du territoire.

Le « territoire » est une zone, plus ou moins étendue, défendue contre les compétiteurs de la même espèce, dans des intérêts biologiques divers (habitation, nourriture), mais en général *dans l'intérêt de la reproduction.* Le territoire permet un isolement de l'individu favorable à l'espèce (Howard, 1948). Il procure à l'Oiseau les conditions permettant l'accomplissement dans le calme des activités sexuelles : ébats amoureux, nidification, copulation et éventuellement nourrissage des jeunes. Car « être scandalisé par les actes sexuels des autres est un sentiment naturel qu'on observe fréquemment dans le monde animal » (Armstrong, 1951). Le territoire a une *valeur stimulatrice* dans la pariade, la parade nuptiale et la copulation.

L'occupation d'un territoire s'observe chez presque toutes les espèces d'Oiseaux. Il est en général choisi par le mâle seul, qui y attend et y attire la femelle. Une fois installé sur son territoire, le mâle le défend avec âpreté contre tous les autres mâles de son espèce, aidé parfois en cela par sa compagne. Il le défend par la voix, par les attitudes menaçantes, par le combat s'il est nécessaire. Aussi les modifications du chant, l'agressivité, et l'insociabilité sont-ils des traits caractéristiques de l'Oiseau qui défend son territoire.

Quelles sont les *conditions physiologiques* nécessaires à la conquête et à la conservation du territoire? Avant tout, semble-t-il, la sécrétion de *l'hormone mâle.* On a pu déclencher l'occupation et la défense territoriale par l'administration de propionate de testostérone chez le jeune Héron bihoreau à huppe noire (*Nycticorax n. hoactli*, Noble et Wurm, 1940) et le jeune Goéland argenté (*Larus argentatus*, Boss, 1943). Dans la nature « l'occupation du territoire est le premier pas vers une reproduction féconde pour le mâle dont l'état interne est arrivé à maturité » (Armstrong, 1951). Chez les Drépanidés, à Hawaï, la possession du territoire et l'agressivité apparaissent, selon Baldwin (1953), dès que les testicules commencent à croître. Y aurait-il des variations selon les espèces quant au stade du développement testiculaire qui répond au début de l'instinct de territoire? Il se peut. Mais remarquons que les documents relatifs à cette question sont encore très rares et ne permettent pas de vue d'ensemble.

L'agressivité caractéristique de la défense du territoire — et sur laquelle nous reviendrons plus tard — paraît donc conditionnée par l'hormone mâle. Des *facteurs psychiques* interviennent aussi dans le comportement territorial. Le mâle en général est pratiquement invincible sur son territoire. Chez le Bruant des neiges (*Plectophenax nivalis*), Tinbergen (1939) observa que l'agressivité du mâle était accrue par l'arrivée de la femelle sur le territoire.

Conditionné par l'hormone mâle et par des facteurs psychiques, le comportement territorial peut être influencé par des *facteurs externes :* c'est ainsi que, chez le Tyran royal (*Tyrannus tyrannus*), ce comportement disparaît à la tombée du jour.

Sur la base de la motivation interne dont nous avons indiqué quelques éléments, la réaction d'attaque elle-même sera déclenchée par des *stimuli signaux* qui, selon Tinbergen, sont peu nombreux. Par exemple, un Rouge-gorge défendant son territoire, attaquera un mâle de son espèce, non pour sa forme de Rouge-gorge, mais uniquement à cause de la tache rouge des plumes de sa gorge. Il répond bien plus vivement à un leurre formé d'une simple touffe de plumes rouges qu'à une imitation parfaite de Rouge-gorge présentant toutes les caractéristiques de l'espèce, sauf la poitrine rouge (Lack, 1943).

2° Pariade. Choix du partenaire (1) :

La pariade ou appariement (ou accouplement, qu'il ne faut pas entendre ici dans le sens de copulation) est la *réunion de deux partenaires*, mâle et femelle, en vue de la procréation. Plusieurs sortes de couples peuvent se constituer (Lack, 1940 ; Verheyen, 1946). Le couple peut s'unir pour la vie. Ce cas est rare (Oie, Cygne). Il peut s'unir pour le temps nécessaire à l'élevage de la couvée (Rouge-gorge, Hirondelle) ; ou seulement pendant quelques jours, au moment de la copulation, ou même pendant la durée de la copulation seulement (Combattant).

La *reconnaissance mutuelle des sexes* ne se fait pas avec la facilité que, anthropomorphiquement, nous pourrions supposer. L'étude fondamentale de Lorenz (1935) sur le « Kumpan » (compagnon) a projeté sur cette question un jour nouveau.

Pour Lorenz, l'oiseau en naissant n'a aucune idée de ses congénères comme tels. Il a des schémas innés de « compagnons » variés, avec lesquels il se livrera, à différents moments de sa vie, à des activités communes. Les nidicoles ont des schémas très réduits, parfois à quelques caractéristiques qui déclenchent la réaction de nourriture. Les nidifuges ont des schémas innés plus complexes, qui tout de suite leur font adopter comme compagnons les oiseaux de leur espèce. De toute manière, ces schémas sont vite complétés par l' « empreinte » (« Prägung »), plus ou moins rapide, donnée par le compagnon adopté. L'Oiseau adopte ainsi divers « compagnons » au cours de son existence : le compagnon-parent, le compagnon-enfant, ou de pariade, ou de groupe social, le compagnon-frère ou sœur. Il peut y avoir des erreurs lors de l'adoption d'un compagnon : un oiseau peut prendre comme tel un être humain, un animal quelconque, voire un objet quelconque, à condition que certains caractères élémentaires du schéma inné y soient représentés (caractères de forme, de couleur, etc.). De plus, ce phénomène de Prägung est très bref, il ne se produit qu'à une certaine période favorable et il est indélébile. En ce qui concerne le compagnon de pariade sexuelle, le schéma inné est assez complet, parce que la connaissance des congénères est déjà faite lors-

(1) Consulter le livre d'ARMSTRONG (1951) et les chapitres de N. MAYAUD in GRASSÉ (1950).

qu'arrive la maturité sexuelle. Grâce à cela, les accouplements se font dans la très grande majorité des cas entre congénères, ce qui maintient la pureté de l'espèce. Mais des appariements entre partenaires d'espèces différentes ont été observés et j'en rappellerai plus loin quelques cas. A l'extrême, dans des conditions expérimentales ou simplement de vie anormale, on peut observer des appariements extraordinaires : celui notamment d'oiseaux de basse-cour qui se fixent sexuellement sur l'être humain qui les a élevés. Raber (1948) étudie en détail un cas semblable concernant un Dindon. Et Montoison (1929), dans un article suggestivement titré : « Drôles de mœurs », relate qu'un Goéland s'éprit d'une Tortue et une Perdrix d'une Gazelle.

Selon Whitman (1919) le mâle et la femelle de Colomba ne se reconnaissent sexuellement entre eux que par leur comportement : lorsqu'ils se rencontrent, ils échangent des salutations, leurs comportements diffèrent alors et ils se reconnaissent comme mâles ou femelles. Ce phénomène est assez général et ne laisse pas de surprendre dans certaines espèces où le dimorphisme sexuel est accentué. Malgré des différences évidentes et nombreuses dans le plumage, c'est par le comportement que les sexes se reconnaissent. Dans d'autres cas, au contraire, hautement dimorphes sexuellement, par exemple dans le cas de la Troupiale à épaulettes rouges (*Agelaius phœniceus*), c'est par la vue de leurs atours sexuels différents qu'ils se reconnaissent, même lorsqu'ils sont assez jeunes. A l'opposé, certaines espèces ne sont pas toujours capables de reconnaître leurs partenaires spécifiques : Troglodytes aedon s'accouplera parfois avec Naunus hiemalis. Un faisan doré fera la cour et cochera une faisane à collerette ou une faisane argentée (Nobel et Vogt, 1935).

Je ne décrirai pas les divers modes du *cérémonial d'accueil et d'invite* développé par le mâle pour attirer à lui une femelle. Ces modes sont variés ; ils ressortissent à l'éthologie pure, et Armstrong en donne divers exemples dans son livre sur la vie amoureuse des Oiseaux. Cette recherche de la femelle peut être faite par des mâles très jeunes. Chez les Choucas par exemple, les fiançailles se font dès l'âge de cinq mois. Les Oiseaux sont encore impubères ; ils ne seront mûrs sexuellement que vers l'âge de deux ans (Lorenz, 1931). Il en est de même chez les Ansériformes (*Anser anser, Anas platyrhynchos, Cygnus olor*) longtemps avant l'époque de la reproduction, à un moment où les glandes génitales sont en repos (Mayaud, 1950 *a*). Si, ce qui est probable, la recherche de la femelle par le mâle se fait en général, chez les Oiseaux, sous l'impulsion de l'hormone mâle, on peut se demander si elle en est responsable dans les cas précités de fiançailles précoces. On ne connaît rien de précis à ce sujet.

Tinbergen (1950) signale que l'attraction du partenaire peut être le fait d'une réaction des deux partenaires vis-à-vis de l'endroit où les œufs ont été couvés, ainsi qu'il arrive pour de nombreux oiseaux qui reviennent chaque année au même lieu de reproduction. Ce peut être de plus grâce à un « déclencheur social » comme l' « appel nuptial » des oiseaux mâles vis-à-vis des femelles.

La femelle ne joue pas lors des fiançailles un rôle purement passif d'acceptation. Quel que soit son état sexuel, elle doit visiblement être courtisée par

le mâle avant de donner son acceptation, dit Chapman en parlant du Manakin de Gould. La femelle du Tétras lyre vient sur le lek dans le but bien défini d'être excitée sexuellement, et si la stimulation n'est pas suffisante, elle s'envole sans que le coït ait eu lieu (Selous).

3o *Parade sexuelle.*

La parade nuptiale, ensemble des attitudes et des gestes d'un ou de deux partenaires consécutifs à leur rencontre, a pour but d'établir définitivement l'appariement, *d'exciter* et de *synchroniser progressivement les partenaires sexuels*, afin qu'ils atteignent ensemble le maximum d'excitation, qui les amènera à la copulation et à une copulation féconde. *La femelle* en effet est très généralement *en retard sexuel sur le mâle*, et si ce dernier bénéficie des excitations sensorielles de la parade, la femelle en profite davantage encore. « Il faut donc que le sexe actif (généralement le mâle) attire l'autre. La parade fait donc état des qualités les plus frappantes, les plus belles du plumage, ou de la beauté de la voix, ou encore des facultés remarquables d'évolution dans les mouvements, parfois d'attitudes ou gestes spéciaux, ou encore de la combinaison de plusieurs de ces caractères » (Mayaud, 1950 *a*).

C'est donc *le mâle*, le plus excitable, qui *généralement mène le jeu sexuel.* Cependant, chez quelques espèces (Phalaropes, Hémipodes, etc...) c'est la femelle, sexe plus fort, plus richement paré et plus excitable, qui parade et stimule le mâle. Et dans le cas où le dimorphisme sexuel du plumage est très faible ou nul, les deux sexes contribuent chacun à la parade nuptiale (Plongeons, Grèbes, Poules d'eau). Il y a dans chacun de ces trois types une cohérence curieuse de l'ensemble somato-psychique de l'animal, qu'il convenait de noter au passage.

Les attitudes et gestes de parade sont extrêmement variés (becquetage, salutations, transfert de nourriture symbolique, bayement, cris, chant, étalage de la parure, danse, prouesses aériennes et aquatiques, etc.). Nous ne détaillerons pas tous ces jeux sexuels et n'envisagerons que leur motivation. Celle-ci est causée principalement par les *hormones génitales.* La parade dure en effet, chez la plupart des Oiseaux, tant que le mâle, ou la femelle, est en activité sexuelle. « Cependant, chez les Anatidés on l'observe durant de longs mois, toute l'année même chez Aythya valisineria et parfois chez de jeunes poussins. De tout jeunes Gallinacés (Pavo) l'exhibent aussi parfois » (Mayaud, 1950 *a*).

Y a-t-il dans ces cas un conditionnement hormonique? On ne peut pas douter de la réalité de ce dernier dans la grande majorité des cas. L'expérimentation confirme cette idée. Davis et Domm (1941) ont obtenu, par injection d'*hormone mâle* à des Chapons, la parade de l'aile. La même hormone déclencha les diverses manifestations de la parade chez le Héron bihoreau à huppe noire (Noble et Wurm, 1940).

Mais des *facteurs nerveux* interviennent à côté des facteurs hormonaux.

Mises en action par l'hormone sexuelle, les manifestations variées de la parade réagissent sur la sécrétion de cette hormone, qu'elles stimulent (exemple typique de « feed back »). Ces actes de parade en effet excitent visuellement, auditivement,... les partenaires et, par le détour du complexe neuro-hypophyso-gonadique, accentuent l'élaboration de l'hormone sexuelle. Ainsi les deux membres du couple se stimulent-ils réciproquement. On admet d'ailleurs aussi que chaque sujet, en paradant, se stimule lui-même (auto-stimulation, Whitman, Howard, Armstrong). Il résulte de cette double (auto- et hétéro-) stimulation une augmentation et en même temps une synchronisation progressives des ardeurs sexuelles des deux partenaires qui, lorsqu'ils parviendront au paroxysme de leur excitation, auront les chances maximum d'accomplir un coït harmonieux et fructueux pour l'espèce.

La comparaison globale des facteurs hormoniques et nerveux nous révèle, dans le cas de la parade, une disproportion suggestive. Peu d'hormones sont en jeu : les hormones hypophysaires gonadotropes, les hormones sexuelles, et probablement aussi, mais moins directement engagées, les hormones thyroïdienne et surrénaliennes (1). Il existe au contraire une très grande variété de gestes et d'attitudes de parade, différentes selon les espèces. Ces actes de comportement relèvent sans doute d'autant de mécanismes nerveux différents. On voit ici avec une particulière netteté combien le schéma nerveux peut être — relativement — plus complexe et multiforme que le schéma endocrinien correspondant.

4° *Chant.*

L'émission de sons ou de cris est très générale chez les Oiseaux. Très peu d'espèces sont muettes.

La voix peut avoir des causes et des utilités diverses. Nous ne nous intéresserons qu'à la voix des Oiseaux pendant la période de reproduction. Certains « appels nuptiaux » des Oiseaux mâles sont des déclencheurs sociaux qui ont pour effet d'attirer les femelles. Caractéristiques des différentes espèces, ils sont un des facteurs les plus importants dans les mécanismes isolants qui empêchent les rencontres sexuelles et les copulations entre sujets d'espèces différentes. Dans la nature, le chant qui est en rapport avec la sexualité apparaît en même temps que le comportement territorial (Armstrong), le plus souvent bien avant le développement complet des gonades. Il dure tout le temps de la reproduction, sauf pendant l'élevage des jeunes, et cesse définitivement après le dernier élevage. C'est durant la période de pariade et de reproduction proprement dite que les Oiseaux font entendre le plus souvent leur voix et de la façon la plus variée : elle est alors un des éléments de la parade nuptiale (Mayaud, 1950 *b*). Le chant est parfois émis à l'automne.

(1) L'administration d'adrénaline, hormone de la colère, fait se hérisser la collerette du Coq (MAYAUD, 1950, *a*).

Il est dans ce cas généralement moins musical et bien moins fréquent. Il serait en relation avec une évolution incomplète des gonades (Mayaud, 1950 *b*).

Ces observations suggèrent un conditionnement hormonique de la voix. L'expérimentation confirme cette notion. L'*hormone mâle* injectée à de jeunes Mouettes mâles (Boss, 1943), à des Pinsons mâles au repos sexuel (Poulsen, 1951 *b*) a provoqué l'apparition du chant. Huit jours de traitement hormonique suffisent dans le cas du Pinson mâle. De jeunes Poussins mâles injectés de propionate de testostérone au deuxième jour chantèrent après quarante heures, de la même manière que les adultes (Noble et Zitrin, 1942). Davis et Domm (1941, 1943) obtinrent le cocorico chez des Chapons injectés d'hormone mâle. Injectée à des femelles, l'hormone mâle fait apparaître le chant chez de jeunes poulettes (Allee, Collias et Lutherman, 1939 ; Hamilton et Golden, 1939 ; Domm, Davis et Blivaiss, 1942 ; Zitrin, 1942), chez le Canari (Léonard, 1939).

Le *conditionnement hormonique* du chant sexuel est donc confirmé. Mais les *facteurs génétiques*, ne l'oublions pas, jouent un rôle important. Ils sont d'ailleurs très variables. Le chant est entièrement inné chez le Serin. Chez le Pinson commun (*Fringilla cœlebs*), il est seulement partiellement inné, et perfectionné par l'hormone mâle et par l'imitation (Poulsen, 1951 *b*). D'après Heinroth, cité par Tinbergen, les Alouettes mâles, les Rossignols, les Pinsons, les Chardonnerets, etc. doivent apprendre leur chant par imitation. Les jeunes Rossignols ne développent pas leur chant typique, s'ils sont élevés dans l'isolement. Élevés près d'autres espèces, ils imitent leur chant.

5° *Agressivité et Dominance.*

Nous avons dit qu'un des premiers symptômes du développement saisonnier de la sexualité est l'agressivité qui, lors de la conquête du territoire, remplace progressivement l'attitude calme et sociale qui caractérisait l'Oiseau dans sa vie en groupe pendant son repos sexuel. Cette agressivité assure l'*acquisition*, la délimitation et la conservation *du territoire* et permet en outre la *conquête du partenaire* du sexe opposé. Elle s'affirme progressivement au cours de la période de reproduction. Elle passe par un maximum, chez le Hibou brachyote par exemple (*Asio flammeus*), à la fin de la période de ponte et décroît lorsque commence l'incubation. Chez Melospiza melodia, Pinson chanteur d'Amérique, l'agressivité décroît pendant la mue, qui correspond à une dépression testiculaire (Mayaud, 1950 *a*).

L'agressivité paraît donc conditionnée par l'*hormone mâle*. De fait, la castration supprime la combativité du Dindon (*Meleagris Gallopavo*) (Scott et Payne, 1934). Il en est de même chez le Coq. L'injection de propionate de testostérone induit l'agressivité chez la Tourterelle (Bennett, 1940), le Poulet (Allee, Collias et Lutherman, 1939), la Poule castrée (Davis et Domm, 1941), le Goéland argenté impubère (Boss, 1943). *Les œstrogènes* en revanche inhibent l'agressivité : des Chapons, injectés d'œstrogènes, se retirent et

évitent les conflits avec les mâles (Davis et Domm, 1943). Caridroit (1945) a observé que l'instinct combatif apparaît bien avant l'instinct sexuel chez le Poulet. Ceci correspondrait à la constatation, mentionnée plus haut, de Baldwin chez les Drépanidés où l'agressivité apparaît dès que le testicule commence à croître.

L'agressivité existe cependant parfois en *l'absence de l'hormone mâle*. Rappelons le cas des Pigeons hybrides sans gonades étudiés par Riddle (1925), qui combattaient violemment les uns avec les autres. Collias (1944) aurait observé, chez des Pigeons hypophysectomisés, que certains sujets étaient très agressifs, un an et plus après l'opération. Si l'ablation de l'hypophyse a été complète, ce que Collias dit n'avoir pas vérifié, ce résultat indiquerait que l'agressivité peut ne relever parfois que d'un *mécanisme nerveux*.

Tinbergen (1950) fait remarquer que l'instinct combatif, si développé chez la plupart des Oiseaux mâles, donne lieu en réalité à bien peu de batailles effectives. Ceci tient à l'intervention de *déclencheurs* sociaux d'intimidation, qui, en inspirant de la crainte à l'adversaire, tempèrent son ardeur et le font s'éloigner. Le chant des mâles de passereaux, qui attire de loin les femelles, sert également à repousser les autres mâles. Les déclencheurs qui interviennent sont le plus souvent de nature visuelle. Ils consistent en un certain type de mouvement, ou une certaine posture, ou encore en une certaine caractéristique morphologique, généralement colorée et très apparente. L'attitude menaçante du Goéland argenté mâle par exemple consiste à tendre le cou et à pointer la tête en bas. La couleur de la cire du bec des Perruches (bleue, chez les mâles, brune chez les femelles) joue un rôle déterminant dans la reconnaissance des sexes au cours des batailles : les Perruches femelles, dont les cires ont été peintes en bleu, sont traitées comme des mâles. Les mâles dont les cires ont été peintes en brun sont traités comme des femelles.

L'instinct de domination est étroitement lié à l'agressivité qui en est pour ainsi dire l'instrument. Les conflits entre les instincts de domination des différents individus d'une même troupe se traduisent par une *hiérarchie sociale* déterminée entre eux. Découverte par Schjelderup-Ebbe (1913), cette hiérarchie peut être établie, d'après le nombre de coups de bec donnés ou reçus (hiérarchie du becquetage) ainsi que par les attitudes agressives ou défensives prises par l'individu considéré. Grassé fait dans son traité de Zoologie (1950) un exposé synthétique de cette question. Beach (1949), Armstrong (1951) rapportent également un certain nombre de faits intéressants relatifs à la dominance.

Il existe une *relation* très nette entre l'instinct de domination et l'activité sexuelle. Chez certaines espèces, la situation : dominance-soumission se produit seulement pendant la reproduction. Chez d'autres, elle apparaît à la maturité sexuelle et dure jusqu'à la mort. Dans la plupart des espèces d'Oiseaux à activité sexuelle saisonnière, la position sociale est liée à la reproduction. Les individus dominants se livrent plus que d'autres aux manœuvres sexuelles. Chez le Tétras centrocerque (*Centrocercus urophasianus*), 3 % des mâles dominants assuraient 87 % des copulations (Scott, 1942). Chez les Gallinacés, les mâles dominent en général les femelles. Les mâles adultes dominent les mâles plus jeunes. L'injection *d'hormone mâle* à des mâles et à des femelles *augmente la dominance et le rang social* dans la cérémonie du becquetage. Ceci fut observé chez le Poulet et le Pigeon (Hamilton et Golden, 1939, Heistand et Stullken, 1943 ; Bennett, 1940). La hiérarchie sociale est particulièrement nette chez le Poulet. L'injection de propionate de testostérone à des Poules situées à un rang social bas les élève socialement jusqu'à leur faire atteindre le rang des femelles adultes. L'hormone mâle est nécessaire pour obtenir un haut rang. Elle fait immédiatement gagner des rangs sociaux à un Coq soumis pour le transformer même, parfois, en un chef dominant (Allee, Collias et Lutherman, 1939). *Les œstrogènes*, en revanche, ont tendance à *faire baisser le rang social des Poules, comme leur agressivité* (Allee et Collias, 1940). Peut-être y a-t-il là une action inhibitrice de la sécrétion par l'ovaire de l'hormone mâle.

Le sexe mâle est généralement dominant chez les Oiseaux de basse-cour. Mais les femelles présentent aussi, avec l'agressivité, une dominance par rapport à d'autres femelles, et parfois à certains mâles faibles. Elles le doivent à leur hormone mâle ovarienne et non à leur hormone femelle. Les Poules de rang social élevé coïtent d'ailleurs moins que les autres. Elles font moins d'invites au mâle et acceptent (caractère femelle) moins le coït que les autres Poules.

Chez de nombreux passereaux, *c'est la femelle* qui régulièrement domine le mâle, ainsi que le révèle, pendant la période de reproduction, l'étude du becquetage (Shoemaker, 1939). Ce n'est pas l'hormone femelle, précise cet auteur, qui en est responsable, mais très probablement l'hormone mâle ovarienne. On a observé chez le Moineau des femelles despotes, plus amoureuses du pouvoir que de leurs avantages sexuels. Avant tout cruelles, elles n'accordaient la copulation à aucun mâle.

Un troisième type de dominance, *type alterné*, est fourni par le Canard (*Anas platyrhynchos*) : le mâle domine pendant la saison sexuelle, mais c'est la femelle qui domine, à partir de la mue, et pendant le repos sexuel annuel. Il en est de même de la Perruche ondulée (*Melopsittacus ondulatus*).

Des *facteurs psychiques* jouent également un rôle important dans la dominance comme dans l'agressivité. Traitées au propionate de testostérone, les poules sont élevées dans l'ordre social du dernier au premier rang, mais leur contact avec d'autres poules agressives et dominantes suffit à les faire rétrocéder (Allee et Collias, 1940). Des Coqs dominés dans la basse-cour par un despote, puis libérés de leur persécuteur, conservent une activité faible vis-à-vis des poules (« *psychologie de castration* ») (Guhl, 1941). Dans certaines paires de Pigeons, la dominance d'un conjoint est constante. Dans d'autres cas, elle passe à l'autre conjoint d'un moment à l'autre, pour quelque temps (*renversement de dominance*). Il existe aussi des relations entre la position spatiale et la dominance : une pigeonne tend à devenir dominante lorsqu'elle entre dans sa cabane alors que précédemment le mâle était dominant sur le sol (Allee,

1934). Chez le Choucas (*Colœus monedula spermologus*), lors des fiançailles, le partenaire le plus bas situé hiérarchiquement est immédiatement élevé au niveau de son futur conjoint. Lorenz (1931), qui fit cette observation, l'apprenait ainsi : ce partenaire, récemment élevé socialement, était très vite respecté par les autres ; ses fiançailles semblent être rapidement connues du groupe. Le rang social peut résulter d'un combat, d'un bluff ou de la soumission passive lors de la première rencontre (Collias, 1944).

Il est d'ailleurs certain que la relation : dominance-subordination, que l'on constate entre des partenaires de sexe différent, n'est pas nécessairement liée à la sexualité (Armstrong, 1951). Lack et Nice se sont demandés s'il ne conviendrait pas d'adopter la suggestion de Noble et de distinguer la dominance sexuelle de la dominance sociale, celle-là ayant la préséance sur celle-ci, selon Noble, chez la plupart des Vertébrés.

6° Copulation.

Aboutissement logique des jeux sexuels et de l'excitation qui en résulte, la copulation se produit lorsque cette excitation est parvenue à son paroxysme et lorsque la femelle a été progressivement amenée par le mâle, qui attend ce moment, à consentir au coït et à l'accepter. Rappelons à ce propos les trois types de comportement sexuel distingués par Lorenz, selon les Oiseaux : 1° dans le type « Lézard », le mâle poursuit tout individu, femelle ou mâle, plus faible que lui, qui s'enfuit, et tente de le couvrir ; 2° dans le type « Poisson Labyrinthidé », le mâle et la femelle paradent ensemble au début, puis la femelle prend une attitude intimidée, subordonnée et accepte le coït ; 3° dans le troisième type, de « Poisson Cichlidé », mâle et femelle paradent également et de la même manière, masculine, jusqu'à la fin, où la femelle accepte le coït. Il y a donc essentiellement, du côté du mâle, une attitude d'attaque et de conquête violente, du côté de la femelle, au contraire, une attitude de soumission et d'acceptation quasi passive du coït : elle s'accroupit, reste immobile et attend.

« Le mâle est capable et désireux de féconder la femelle pendant une plus longue période que celle-ci n'est disposée à le satisfaire. Tinbergen a remarqué que le Bruant des neiges mâle semblait être prêt à la copulation avant que la femelle n'ait atteint ce stade et qu'il demeure sexuellement actif après que cette phase est terminée chez la femelle. » (Armstrong, 1951).

Les facteurs de motivation de la copulation sont tout d'abord des *facteurs hormoniques. Dans le sexe mâle,* leur rôle est établi par les expériences d'injection d'hormone mâle à des poussins mâles (Noble et Zitrin, 1942) et des Chapons adultes (Davis et Domm, 1941, 1943). Ces poussins mâles, injectés deux jours après l'éclosion, pratiquèrent le coït, comme des adultes, après un délai de quinze jours. On a observé aussi une action hétéro-sexuelle de l'hormone femelle qui, injectée à des Coqs castrés, sous la forme d'œstradiol, a déclenché le coït, en huit jours chez trois Chapons, en dix-huit jours chez trois autres.

Le stilbœstrol entraîna lui aussi la copulation (Davis et Domm, 1941, 1943). Ceci démontre que le mécanisme nerveux préposé à cet acte n'est pas strictement spécifique : une fausse clé a pu ouvrir la serrure. *Dans le sexe femelle,* le benzoate d'œstradiol injecté à de jeunes Poulettes âgées de quinze jours entraîne, après dix-huit à vingt-six jours de traitement, l'accroupissement des sujets et leur offre au coït (Noble et Zitrin 1942). L'œstradiol injecté à des poules castrées détermina leur accroupissement devant le Coq et leur acceptation du coït (Allee et Collias, 1940). Citons encore les intéressantes expériences de Noble et Wurm (1940) sur le Héron bihoreau à huppe noire. En l'absence totale d'androgène, la femelle refuse le coït. Une dose faible de propionate de testostérone lui fait accepter ce dernier. Une dose plus forte lui fera refuser le coït et une dose plus forte encore lui confèrera une dominance suffisante pour qu'elle se comporte comme mâle vis-à-vis d'une femelle, ou même d'un mâle moins actif qu'elle, c'est-à-dire qu'elle imposera le coït à un mâle qui l'acceptera comme s'il était une femelle.

Citons quelques *résultats aberrants.* L'hormone mâle injectée au Canari femelle ne parvient pas à déclencher en elle le comportement copulatoire mâle (Shoemaker, 1939), pas plus qu'elle n'a réussi à induire la copulation de la Poularde (Davis et Domm, 1943). D'ailleurs la Poularde qui, après castration, développe un testicule du côté droit, et des caractères sexuels mâles, n'accomplit que très rarement le coït. Ces observations s'expliqueraient-elles par un seuil élevé de réponse à l'hormone mâle chez ces animaux, ou par une inégalité de réponse des deux sexes (non équipotentialité des somas mâle et femelle)? Rappelons que *le mécanisme nerveux de la copulation s'affranchit parfois de la tutelle hormonique.* Sellheim (1898) a observé le coït chez les Chapons opérés depuis un an, et Carpenter chez des Pigeons mâles castrés auxquels on présentait des femelles très actives et excitantes. On a noté parfois l'accomplissement du coït chez des Oiseaux en dehors de l'époque de reproduction. Jouard (1937) a vu, le 21 décembre 1917, deux Chevêches s'accoupler à plusieurs reprises, au coucher du soleil, sur le toit d'une église. Or, cette espèce (*Carine noctua*) n'a qu'une période de ponte annuelle normale, en fin avril et mai. Le même auteur cite le frère de J. Delamain, qui a vu deux mésanges à longue queue s'accoupler le 29 octobre 1921, par un temps magnifique. Le coït est fréquent en automne et en hiver chez le Canard Col-vert (de Laveleye, 1947). Ces cas sont d'ailleurs assez nombreux dans la littérature et Morley (1943) cite soixante-huit espèces d'Oiseaux chez lesquels on a pu constater des activités sexuelles automnales variées. Peut-être dans une partie de ces cas une certaine activité endocrine des gonades est-elle suffisante pour expliquer le conditionnement sexuel. Mais il est possible que d'autres cas ne relèvent pas d'une action hormonique. L'instinct de copulation paraît d'ailleurs avoir un seuil de réponse élevé et on peut se demander si, lorsque l'hormone sexuelle est présente, elle l'est toujours en quantité suffisante pour conditionner à elle seule l'instinct de copulation (les jeunes Canards Col-verts de l'année ne copulent-ils pas dès août-septembre, alors qu'ils sont encore impubères?) (Communication épistolaire de U. Weidmann, 1954). Des *facteurs psychiques*

jouent sans aucun doute un rôle important dans cet acte, comme le suggèrent, entre autres, ces inversions d'attitudes mâles et femelles que l'on observe parfois chez diverses espèces, pendant l'acte de copulation, ainsi que nous l'avons rappelé plus haut. La part que prennent ces facteurs, à côté des hormones, est encore à déterminer.

Howell et Bartholomew (1952) se sont appliqués à déterminer à quels *stimuli signaux* obéissent les mâles et femelles du Merle Euphagus cyanocephalus. Les réponses des femelles aux mannequins qu'on leur présente sont fortement négatives : la femelle ne répond qu'à un partenaire actif et mobile. Mais les mâles répondent vigoureusement au mannequin, le montant souvent et déposant sur lui du sperme. Pour déclencher une réponse du mâle le mannequin doit réunir certaines conditions minima. Les ailes ne sont pas nécessaires. Une tête, ou une queue doit être présente mais l'une ou l'autre peut être supprimée sans éliminer la réponse. La coloration des yeux n'est pas importante. Celle du plumage doit être surtout de type femelle, mais un mâle peut, lorsqu'il est fortement excité, être sollicité par un mannequin doté d'une tête et d'une nuque femelles, le reste du plumage étant de type mâle. Notons que les *stimuli signaux efficaces* mais nécessaires pour déclencher le coït sont *caractéristiques de l'espèce.* Cette spécificité doit protéger l'espèce *contre les fécondations illégitimes.* Cette règle cependant n'est pas stricte, par suite du petit nombre des stimuli signaux engagés, c'est-à-dire des conditions de spécificité. Allen (1934) avait remarqué que les mâles en maturité sexuelle de Bonasa umbellus copulaient aussi bien avec des mâles et même avec un cadavre, un empaillé, une peau qu'avec des femelles à condition que l'Oiseau ou l'objet en tenant lieu fût plus ou moins aplati et immobile.

L'instinct de copulation obéit-il à des facteurs externes cosmiques? Palmgren (1949) a noté que le Pic Epeiche (*Dryobates major pinetorum*) accomplissait le coït surtout à deux moments fixes de la journée : à 4 heures du matin et à 6 heures du soir.

On voit en somme que l'instinct de copulation reconnaît des causes hormoniques et psychiques. Les hormones n'ont pas toujours une action spécifique stricte, puisque l'acceptation du coït peut apparaître chez des femelles après traitement aux androgènes comme aux œstrogènes. Les deux sexes ne sont pas toujours équipotentiels, puisque les femelles de certaines espèces ne répondent pas à l'hormone mâle. Enfin il semble que dans quelques cas le coït puisse relever des seuls facteurs nerveux, sans intervention d'hormones sexuelles.

7° Nidification.

L'emplacement du nid est généralement choisi par le mâle, moins souvent par la femelle ou par les deux à la fois. Dans les conditions normales « le cours de l'activité sexuelle et de l'activité de nidification suivent une ligne parallèle. Les changements qui se produisent dans ces deux activités sont synchronisés » (Howard). La construction du nid n'est possible que lorsqu'un certain degré

de développement sexuel est atteint. « Lorsqu'il est physiologiquement mûr pour la nidification, un oiseau construit son nid avec adresse et rapidité. Par contre, une femelle expérimentée édifiera une ébauche de nid ou une plateforme imparfaite si son organisme n'est pas dans l'état correspondant lorsqu'elle se prépare pour une seconde couvée » (Armstrong, 1951). Le degré d'activité sexuelle qui doit être atteint pour que la nidification ait lieu dans de bonnes conditions paraît être assez élevé. La construction réelle du nid indique en effet, dans un grand nombre d'espèces, que la copulation a eu lieu (Armstrong). Chez le Moineau domestique, copulation et construction du nid commencent en même temps (Daanje, 1941). Quel *facteur hormonique* intervient dans la nidification? « Certaines données, dit Armstrong, sembleraient indiquer que l'intérêt que prend la femelle de l'Oiseau au matériel de nidification est en corrélation avec la production d'androgène, mais cette question demande à être étudiée de très près ». Noble et Wurm (1940) avaient déjà amené de jeunes Hérons à construire un nid en les traitant au propionate de testostérone. Lorenz (1931) cependant a vu des jeunes Choucas construire un nid juste après leurs fiançailles, à l'âge de cinq mois. Comme ils ne seront sexuellement mûrs que vers deux ans, peut-on estimer qu'à cinq mois leurs gonades secrètent déjà assez d'hormone mâle pour conditionner l'instinct de nidifier?

Remarquons en passant que, pour la nidification comme pour d'autres actes de la vie sexuelle, la diversité très grande de la construction des nids indique, évidemment, l'importance comme la variété des *facteurs héréditaires* mis en jeu dans cette activité édificatrice. Il s'agit bien de facteurs innés. Armstrong signale que « Marais éleva quatre générations de Tisserins sans leur donner la plus petite occasion de voir le moindre brin de matériaux de nidification, et pourtant leurs descendants tissèrent avec perfection leur nid si compliqué ».

8° Ponte.

Le phénomène de ponte comprend en réalité deux phénomènes consécutifs : *l'ovulation*, ou ponte ovarique, déhiscence de l'ovocyte qui, abandonnant l'ovaire, pénètre dans le pavillon de l'oviducte ; et *l'oviposition*, ou ponte externe, déposition de l'œuf dans le nid. La ponte représente la phase la plus complexe du cycle sexuel. Elle met en jeu des *facteurs endocriniens nombreux*, modifie profondément le métabolisme, et répond à l'action de facteurs externes (lumière, nourriture, excitations visuelles).

Dans les conditions physiologiques normales, l'ovaire d'Oiseau, sous la seule influence de son *hypophyse* livrée à sa seule activité spontanée, sans facteurs externes stimulants d'aucune sorte, atteindra, sans le dépasser, un certain développement folliculaire. L'addition de *lumière* stimulera l'hypophyse, la fera sécréter une quantité supplémentaire de gonadotrophines, encore insuffisante. Pour qu'un développement complet de l'ovocyte se produise, il faudra l'intervention supplémentaire de *facteurs sensoriels* et *psychiques*, *endocriniens*, *hépatiques* et *alimentaires* particuliers, dus en grande partie au

fait que l'ovocyte d'Oiseau est un œuf télolécithique, très riche en réserves dont l'accumulation nécessite un mécanisme spécialement adapté et qui n'existe pas chez les Mammifères.

Examinons en raccourci le jeu des *facteurs endocriniens* dans le cas un peu connu déjà de l'œuf des Oiseaux de basse-cour. Les travaux de Riddle (1933), de Fraps (1942) et de leurs collaborateurs, de Leblond (1938), Uotila (1939), Taber (1948), Bullough (1951), Nalbandov (1953), etc., ont établi les faits suivants : l'hormone folliculo-stimulante *FSH* fait croître les follicules. L'hormone lutéinisante *LH* déclenche l'ovulation. La *progestérone* agirait de même, en faisant excréter *LH* par l'hypophyse. (Cette progestérone pose une énigme chez l'Oiseau : elle existe chez la femelle qui cependant ne possède pas de corps jaune. Est-elle sécrétée par le follicule avant sa rupture, comme le suggèrent Bretschneider et Duyvene de Wit (1947)? Mais elle existe aussi chez le mâle.) Une hormone dite posthypophysaire, en fait d'origine hypothalamique, *l'ocytocine*, déclenche l'oviposition, par contraction des muscles de l'utérus, partie distale renflée de l'oviducte. Mentionnons des mécanismes freinateurs : la *prolactine* préhypophysaire (lutéotrophine pour certains auteurs) exerce, chez la Pigeonne, une action inhibitrice sur la sécrétion de *FSH* et arrête tout développement folliculaire ultérieur. C'est ainsi qu'elle suspend, chez les Columbidés, l'activité ovarienne après la ponte de deux œufs et prépare la sécrétion du « lait de jabot ». D'autre part, l'excitation mécanique du « magnum », segment fusiforme le plus important de l'oviducte, stoppe, par un mécanisme nerveux réflexe, l'excrétion de *LH* par l'hypophyse et l'ovulation (Huston et Nalbandov, 1953). Ce mécanisme, mis en route par l'irritation mécanique des parois de l'oviducte causée par l'ovocyte qui descend ce conduit, s'oppose à toute pénétration dans l'oviducte d'un deuxième œuf, tant que l'évolution complète du premier n'est pas terminée.

Du côté de l'ovaire, un facteur hormonique essentiel intervient lors de la *période de grand accroissement de l'ovocyte*. Alors que les ovocytes d'une femelle présentent, de l'éclosion à la puberté, une croissance très lente et très peu importante (petit accroissement), l'un d'eux va subir, en quelques jours (quatre à treize jours, selon les espèces), un développement considérable, quasi explosif, le « grand accroissement » caractérisé par l'accumulation des réserves vitellines qui constitueront presque tout le « jaune » de l'œuf. Clavert (1951, 1953) a montré comment la folliculine, le foie, les réserves et surtout les substances alimentaires intervenaient dans ce phénomène. La *folliculine* engendre une forte activation de la cellule hépatique. Le *foie* augmente de 60 % en poids chez la Pigeonne, fabrique des protides, lipides, phosphoprotéines et phospholipides en grande quantité et les livre au sang (la protéinémie et la lipémie montent de 50 à 350 %), qui les cède à l'ovocyte en croissance, où ces substances pénètrent et s'accumulent d'une manière quasi passive, c'est-à-dire sans collaboration active des éléments élaborateurs du cytoplasme ovocytaire. Des glucides, des sels, des vitamines, de l'eau, s'accumulent également dans l'ovocyte. Ces phénomènes ne sont possibles qu'en présence d'une alimentation suffisamment abondante. Si cette condition n'est pas remplie,

l'organisme emprunte quelque peu sur ses propres réserves, puis cesse de pourvoir aux réserves de l'ovocyte : la croissance ovocytaire cesse et la ponte s'arrête.

Dans la nature, cette *importance de l'alimentation* a été signalée par différents auteurs (Lack, 1950 ; Skutch, 1950 ; Marshall, 1951, etc). Elle permet d'expliquer que la ponte de certains oiseaux soit fort augmentée pendant les années où la nourriture est très abondante et que la ponte se produise rapidement après les *pluies*, qui permettent le développement de l'alimentation animale et végétale nécessaire aux femelles qui doivent pondre comme aux petits qu'elles nourriront. Le nombre des Souris fut si grand en Angleterre au cours de l'année 1892 que les Émouchets et les Hiboux brachyotes prolongèrent leur saison des amours jusqu'en novembre et produisirent, à ces dates anormalement tardives, des couvées beaucoup plus importantes que dans les conditions normales (Huxley J., 1941). Chez l'Oiseau satin d'Australie (*Ptilonorynchus violaceus*), un Paradisier jardinier, les mâles ont des spermies mûres depuis plusieurs semaines, mais ils attendent que les femelles soient elles-mêmes mûres pour les couvrir. Or, celles-ci ne présenteront leur maturation ovarienne que lorsque leur nourriture sera abondante (insectes, termites, cicades). La saison sexuelle du Rouge-gorge anglais (*Erythacus rubecula*) est réglée par l'apparition des chenilles. Le printemps de 1947 fut tardif, l'apparition des chenilles le fut aussi et la saison sexuelle des Rouges-gorges également (Marshall, 1951). On connaît divers exemples d'Oiseaux qui, surtout dans les régions tropicales, obéissent au régime des pluies et pondent au moment des pluies ou très peu après leur début (Marshall, 1950). Y a-t-il, comme le suggère cet auteur, un mécanisme neuro-humoral contrôlant l'activité hypophysaire à la chute des pluies? N'y a-t-il pas, plus simplement, une action indirecte de la pluie par l'intermédiaire de l'afflux de nourriture qu'elle favorise et dont l'organisme femelle a besoin pour achever sa maturation ovarienne?

On a relevé d'autres contributions importantes de l'organisme à la constitution des réserves de l'œuf, de celles qui forment ses enveloppes secondaires. Lorsque l'ovocyte, plein de ses réserves, a quitté l'ovaire, il descend dans l'oviducte où il commence à s'entourer d'*albumen*. Le produit est sécrété par les glandes du « magnum » de l'oviducte, sous le conditionnement de la folliculine et aussi de la progestérone (ou de la testostérone ovarienne?) qui sont l'une ou l'autre indispensables à l'élaboration de l'avidine, constituant protéique important de l'albumen (Herz, Fraps et Sebrell, 1943 ; Brant et Nalbandov, 1952). Quant à la *coquille*, elle est constituée par du carbonate de calcium qui s'édifie aux dépens du calcium alimentaire et d'un calcium accumulé dans les os longs du squelette sous la forme d'un os médullaire spécial, riche en sels calcaires et très labile, susceptible d'être résorbé massivement en quelques heures. La folliculine, les hormones parathyroïdienne, thyroïdienne et hypophysaire sont préposées à ce mécanisme. La folliculine joue le rôle essentiel. Elle augmente la pénétration dans l'organisme au niveau de l'intestin du calcium alimentaire. Elle élève considérablement le taux du calcium dans le sang et induit la formation de la partie protéique de l'os médullaire, qui fixera

les sels calcaires grâce à l'intervention de l'hormone parathyroïdienne. Lorsque l'ovocyte, mûr, quitte l'ovaire, l'os médullaire rapidement détruit par ostéoclasie, libère le calcium de réserve qu'il contenait et qui va se fixer dans l'utérus, où il sert à édifier la coquille (consulter Benoit, 1950 *b* et Clavert, 1948). On voit combien variés et précis sont ces mécanismes hormonaux préposés à la maturation de l'ovaire, à la constitution des réserves de l'œuf, à la ponte ovarique et à la ponte externe de ce dernier.

L'hormone thyroïdienne intervient aussi dans l'évolution normale de la croissance ovarienne. Si à des doses expérimentales anormalement fortes cette hormone a de fâcheux effets et stoppe la ponte, par exagération du catabolisme, elle exerce, à des doses physiologiques, un effet bénéfique et stimule la ponte. Greenwood et Blyth (1942) ont même observé sur des poules au repos sexuel que, alors que des extraits hypophysaires s'étaient révélés inefficaces, l'administration de thyroïde per os stimulait la ponte, mais à la condition que cette thyroïde soit mélangée à de la gélatine.

La *surrénale* joue-t-elle un rôle dans le phénomène de la ponte? Les faits connus sont encore trop rares à ce sujet. Riddle (1923) a observé que pendant l'ovulation la surrénale de la Pigeonne augmente en volume jusqu'à 40 %. On ignore la portée de ce phénomène.

Le mécanisme de la ponte est soumis, à côté de l'action des facteurs internes endocriniens, à des *facteurs externes* qui à leur tour exercent une influence sur les facteurs internes, endocriniens et nerveux.

Nous venons de parler du facteur alimentaire, qui influe fortement sur la phase de grand accroissement de l'ovocyte et sur la ponte. La *lumière* exerce également une action sur le mûrissement de l'ovaire, la ponte et l'heure de la journée à laquelle elle se produit. La ponte de la Poule s'effectue de préférence de sept à dix heures après l'apparition du jour (Rotchild et Fraps, 1944). Mais si la Poule pond normalement le jour, on peut obtenir en décalant de douze heures le rythme d'éclairement journalier, qu'elle ponde pendant la nuit. En outre, soumise à un éclairement continu, la Poule pond à n'importe quel moment de la journée (Warren et Scott, 1936). Douze à treize heures d'éclairage représentent un minimum pour la ponte de la Poule (Roberts et Carver, 1941). Quatorze heures d'éclairage quotidien représentent la durée optimum pour la ponte; la durée de l'éclairement importe plus que l'intensité lumineuse, qui peut ne pas être élevée (5 à 10 lux suffisent) (Temperton et Dudley, 1947). Les mêmes auteurs démontrent que l'éclairement artificiel permet d'avancer le début de la période de ponte, mais non d'en augmenter la durée. Chez la Tourterelle, entre novembre et juin, le premier des deux œufs est pondu de plus en plus tard dans l'après-midi, et le deuxième, de plus en plus tôt dans la matinée. A toute saison, par jour couvert, le premier œuf sera pondu une demi-heure plus tôt, et le deuxième, trois quarts d'heure plus tard (Schooley et Riddle, 1944). Le mécanisme de l'action de la lumière sur la ponte, bien qu'il n'ait pas été étudié pour lui-même, est vraisemblablement le même que celui qui intervient chez le mâle et qui comporte l'intervention de l'œil et du système nerveux. On peut le représenter par la chaîne

des éléments suivants : rétine, centres nerveux de l'hypothalamus, mécanisme neuro-humoral, préhypophyse, ovaire.

Le système nerveux intervient à divers titres dans le phénomène de ponte. La simple observation des faits naturels révèle son action. On distingue en effet chez les Oiseaux, du point de vue de la cause, deux types de ponte : *spontanée* (Poule) et *provoquée* (Pigeonne et nombreuses espèces). Du point de vue du nombre d'œufs, deux types également : ponte *indéterminée* (Poule) *ou peu déterminée* (la plupart des Oiseaux) ; et ponte *déterminée*. Dans le cas de la ponte indéterminée ou peu déterminée, l'enlèvement des œufs pondus provoque une ponte dite *de remplacement*. La femelle du Moineau, par exemple, pond normalement cinq œufs en moyenne. Si on les lui enlève successivement, elle peut en pondre jusqu'à cinquante et plus. Le Torcol pond généralement de huit à dix œufs. Sa ponte de remplacement peut s'élever à plus de soixante œufs. Dans le cas de la ponte « déterminée », ni la soustraction d'œufs, ni leur addition ne parviennent à modifier le nombre d'œufs pondus, qui reste immuable. Ces cas se rencontrent chez les Limicolés et les Laridés. On ignore par quel mécanisme précis se fait, chez les oiseaux à ponte non ou peu déterminée, la régulation du nombre d'œufs. La vue intervient probablement. Le sens tactile intervient-il aussi? Des expériences sont nécessaires pour résoudre ce problème.

On a fait des recherches précises sur le *rôle de la vue* dans la ponte des Oiseaux. Des expériences classiques, faites à la suite de l'observation de Craig (1911) sur le Pigeon mâle (voir plus haut) sont dues à Matthews (1939). Plaçant des Pigeonnes dans différentes conditions par rapport à ses congénères, Matthews observa qu'une femelle vivant dans l'isolement ne pond pas, mais que si elle voit dans une cage voisine un mâle, ou même une femelle, elle pond. Elle pond aussi si elle voit seulement sa propre image se refléter dans un miroir. La vue seule est en cause dans ces expériences. L'audition de Pigeons placés dans une cage voisine, mais invisibles d'elles, ne stimule pas la Pigeonne. Les sensations olfactives ne paraissent pas agir davantage. Chez les Oiseaux se reproduisant en colonie, la vue des autres individus paradant et s'accouplant favorise et hâte la ponte. Les grandes colonies pondent plus tôt que les petites et plus tôt au centre qu'à leur périphérie (Armstrong, 1951). La *présence du mâle* et celle *du nid* sont nécessaires à la ponte chez les Passériformes (*Caridroit*, 1940 ; Vaugien, 1948). Le sens du tact intervient-il également dans la ponte? Harper (1904) a publié que le simple fait de caresser la tête d'une Pigeonne d'une manière qui puisse lui rappeler les caresses grignotantes du bec du mâle, peut provoquer la ponte d'un œuf. Nous avons d'autre part émis plus haut l'hypothèse que la régulation des « pontes de remplacement » se faisait peut-être en partie par les sensations tactiles de la femelle et de la notion qu'elle peut ainsi avoir du nombre d'œufs qu'elle couve.

9° *Incubation et élevage :*

Nous groupons en une même étude l'instinct d'incubation ou de couvaison des œufs et l'instinct d'élevage, appelé encore *instinct parental*, qui comprend le nourrissage, les soins et la protection accordés aux jeunes. En effet, s'il y a lieu de distinguer ces deux instincts du point de vue éthologique descriptif, il y a aussi quelques raisons de les rapprocher sur le plan étiologique : la cause endocrinienne habituellement reconnue pour les deux instincts est la prolactine, que nous discuterons tout à l'heure. De plus, on observe souvent dans la nature une association entre ces instincts qui suggère leur dépendance d'une ou de plusieurs causes communes. « Quand un sexe assure seul l'incubation et que l'autre se désintéresse du nid, en général le premier assure seul également l'élevage des jeunes ; le second sexe prend part à l'élevage quand il est resté étroitement uni avec celui qui couvait » (Mayaud, 1950 *a*). Il y a toutefois des exceptions. Le même auteur signale que, chez les Autruches, où les deux sexes couvent, le père seul s'occupe des poussins. Nous extrayons du même article de Mayaud les constatations suivantes :

« Les deux sexes prennent part à l'incubation chez la plupart des Oiseaux. Il y a le plus souvent absence de dimorphisme sexuel et réciprocité de la parade nuptiale chez les Oiseaux dont les deux sexes se partagent les soins de l'incubation. L'instinct d'incubation paraît être, sur le plan phylogénique, en voie de régression dans un sexe, généralement le sexe mâle, chez beaucoup d'espèces. La femelle couve seule chez beaucoup de Passereaux, de Strigiformes, d'Ansériformes, chez les Galliformes à dimorphisme sexuel accusé, etc... Inversement chez les espèces polyandres, où la femelle est plus grande, plus forte ou plus colorée que le mâle, c'est le mâle qui seul couve : Phalaropes, Tinamous, Jacanas, Rostratula, Turnix... ».

On admet souvent que l'instinct d'incubation, comme aussi celui de l'élevage des jeunes, est conditionné par une hormone préhypophysaire, la *prolactine*. Hormone responsable de la sécrétion lactée chez les Mammifères (Stricker et Grüter, 1928), de la sécrétion du jabot du Pigeon (Riddle et Braucher, 1931), elle induirait également l'instinct de couvaison et d'élevage (Riddle, Bates et Lahr, 1935). Riddle et ses collaborateurs ont établi sans conteste que la préhypophyse sécrétait des quantités considérables de prolactine pendant la période de couvaison et d'élevage. Ils ont montré en outre que l'injection de prolactine entraînait le développement des deux instincts et que si certains stéroïdes agissent dans le même sens (progestérone, acétate de désoxycorticostérone, propionate de testostérone), c'est parce qu'ils font sécréter de la prolactine par l'hypophyse (Riddle et Lahr, 1944). Mais *cette action de la prolactine est-elle directe*? On sait que cette hormone entraîne une régression complète des glandes génitales et les amène au repos, par arrêt de la sécrétion de l'hormone gonadostimulante FSH (Riddle). Nalbandov, Hochhauser et Degas (1945) étudièrent l'action de la prolactine chez le Coq

et montrèrent que si l'instinct parental se développe bien après traitement à la prolactine, il n'apparaît pas lorsqu'à la prolactine on ajoute de l'hormone mâle. Pour ces auteurs la prolactine seule n'aurait pas d'effet. L'instinct parental aurait pour cause l'*absence d'androgènes*, secondairement provoqué par la prolactine, et aussi certains facteurs externes essentiels, comme la *présence de poussins*, une *température élevée*, et l'*obscurité*. Goodale (1916) avait déjà observé que des Chapons se comportaient volontiers comme des Poules couveuses vis-à-vis des poussins : ils s'occupent d'eux, leur procurent de la nourriture, les défendent contre les agresseurs. Ceni (1927) avait déjà fait remarquer que l'ovaire de la Poule couvant est au repos, que son instinct maternel persistait après ovariectomie, mais qu'il disparaissait si l'on greffait de l'ovaire. Whitman notait en 1919 que l'activité sexuelle et l'incubation sont exclusives l'une de l'autre et même antagonistes ; elles ne se produisent jamais ensemble chez le Pigeon. Tinbergen (1939) note la même *incompatibilité entre l'activité sexuelle et les soins aux jeunes* chez le Bruant des neiges (*Plectrophenax nivalis*) : le mâle ne peut pas s'occuper en même temps de la femelle et des jeunes. Mêmes phénomènes d'incompatibilité chez le Coq, qui néglige les poussins ou les tue, alors que le Chapon s'en occupe volontiers, comme je l'ai rappelé. La castration n'arrête pas l'incubation une fois installée chez le Pigeon (Patel, 1936). Des Pigeons peuvent présenter l'instinct parental en dehors de leur période de reproduction. Leblond (1938) observa même, chez le Rat, non seulement que l'hormone mâle inhibe l'instinct maternel, que ce dernier existe chez les Ratons mâles et femelles vierges, mais qu'il apparaît chez les Rats hypophysectomisés, lorsqu'on les met en présence de jeunes.

Ce faisceau d'arguments suggère que les comportements d'incubation et d'élevage ne seraient pas soumis à l'influence de la prolactine ni des hormones sexuelles. Nous n'accepterons cette idée qu'avec prudence et sous bénéfice d'un inventaire plus complet. Certains faits donnent à réfléchir. L'injection de sérum de Poule couvant à des Poules non incubant et même à des Coqs induisit chez ces animaux le comportement d'incubation. L'injection de sérum de Poules ne couvant pas ne donna aucun résultat (Lienhart, 1927). On comprend mal de tels résultats sans une intervention hormonique. La présence des plaques incubatrices, ces régions différenciées particulières de la peau du ventre, qui se développent chez certains Oiseaux lors de la couvaison pose de son côté un problème. Ces plaques, qui n'existent que dans le sexe qui couve, ne sont-elles pas aussi conditionnées hormoniquement? Les instincts d'incubation et d'élevage sont d'ailleurs parfois impérieux. Ils semblent imposés par une motivation interne énergique. On a vu beaucoup d'oiseaux couver avant d'avoir pondu des œufs (Tinbergen). L'Oiseau couvant se laisse souvent prendre à la main sur le nid. Sous un orage, il tiendra le nid, jusqu'à la limite du possible. Les Ansériformes, beaucoup d'Accipitriformes et de Passereaux, etc... tiennent héroïquement le nid devant des prédateurs et ne s'envolent qu'à la dernière seconde, au moment d'être pris. Chez certaines espèces (Embérizinés, Alaudidés, etc...), l'Oiseau qui couve quittera son nid

à l'approche d'un agresseur, avec un simulacre de détresse ou de blessure, agitant une aile ou les deux ailes en désordre, comme si l'instinct incubateur entrait en conflit avec l'instinct de fuite. Ces faits paraissent à Mayaud (1950 *a*), à qui nous les avons empruntés, résulter d'un état hormonal particulier. Ils suggèrent, en effet, cette idée par le caractère impératif qu'ils présentent. On ne connaît cependant point encore de solution à ce problème, on ignore quelle hormone pourrait intervenir, hormis la prolactine contre laquelle nous avons développé divers arguments.

Les précédents faits, encore inexpliqués, relèveraient-ils simplement de *facteurs nerveux?* De tels facteurs interviennent certainement, sans que l'on puisse encore savoir s'ils suffiraient à expliquer tous les cas précités. Tinbergen (1936) a observé que le comportement incubateur de Larus argentatus était déclenché par la simple vue du nid. Le même comportement est déclenché, chez le Pigeon mâle, qui se contente de voir un ou une partenaire couvant des œufs (Patel, 1936). De même, un simple facteur d'ambiance intervient dans l'expérience de Shoemaker (1939) : des Canaris femelles non traitées et au repos sexuel, appariées à des mâles rendus sexuellement actifs hors saison, par injection d'hormone mâle, se mettent à construire des nids et à couver. Un Dindon attaché sur un nid, pourvu d'œufs se mit à les couver et retourna sur le nid après qu'on l'en eut éloigné (Taibell, 1929).

On connaît les belles recherches de Tinbergen (1936) sur les *stimuli signaux* déclencheurs des réactions du Goéland argenté vis-à-vis de ses œufs et de ses petits. L'aptitude de cet Oiseau à reconnaître ses œufs est étonnemment limitée. Mis en présence de ses œufs et d'œufs très différents, il ne marquera jamais de préférence pour ses propres œufs. Vis-à-vis des petits Goélands, un adulte acceptera, pendant une période de cinq jours, n'importe quel petit venant d'un autre nid de Goéland mais ayant l'âge des siens propres. Passé ce temps il reconnaîtra parfaitement les petits qu'il aura pris sous sa garde : il sera alors conditionné à l'égard des petits. Lorenz rapporte que les Faisans et les Canards peuvent couver les œufs d'autres espèces, mais qu'ils tuent les petits quand ils éclosent. Il pense qu'il peut y avoir là une réaction innée au type de couleur de la tête des petits étrangers aux parents.

A propos de la reconnaissance et de l'adoption des œufs, Tinbergen (1950) fait remarquer que la réponse naturelle n'est pas toujours la réponse optimum. Ce fait fut découvert par Kœhler et Zagarus (1937) chez le grand Pluvier à collier (*Charadrius hiat. hiaticula*). Si l'on présente aux oiseaux un œuf normal et un œuf à fond clair, blanc avec des taches noires, ils préfèrent l'œuf de ce ternier type. Tinbergen a lui-même constaté que les Huitriers (*Haematopus ost. ostralegus*) préféraient une couvée de cinq œufs à la couvée normale de trois œufs. Encore plus étonnante, écrit-il, est la préférence de ce même oiseau pour des œufs anormalement gros. Il est donc parfois possible — et c'est là un fait remarquable — de réaliser des « situations stimulantes plus efficaces encore qu'une situation naturelle ».

En définitive, malgré le grand nombre des travaux déjà consacrés à l'étude des mécanismes de l'incubation et de l'élevage, on ne connaît pas

encore leurs motivations endocriniennes. On sait mieux que des facteurs nerveux interviennent, diverses situations extérieures déclenchant, grâce à des stimuli signaux appropriés, les comportements qui, en assurant la couvaison des œufs et les soins nécessaires aux poussins, termineront le cycle sexuel et apporteront la dernière contribution annuelle des parents, avant leur repos sexuel saisonnier, à la perpétuation de l'espèce.

V. — *COHÉRENCE DU CYCLE SEXUEL ANNUEL*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Jetons, après cette étude analytique des phases successives du cycle sexuel, un coup d'œil sur l'ensemble de ce cycle. Un fait remarquable nous frappe : l'interdépendance de ces différentes phases et la cohérence de l'ensemble du cycle, qui forme un tout et présente même, si l'on peut dire, une « organisation » à l'échelle du temps.

1° Du côté des FACTEURS INTERNES, nous voyons que les *hormones sexuelles*, mises en action par les *hormones gonadotropes*, augmentent progressivement de concentration dans l'organisme, préparant peu à peu à leurs fonctions les organes qui participeront à l'accomplissement des actes sexuels. Elles agissent en même temps sur le *système nerveux*, le rendant plus sensible aux *stimuli externes*, qui, s'exerçant sur des mécanismes nerveux divers, déclencheront des *actes de comportement*.

Les hormones sexuelles ont agi sur le système nerveux. Celui-ci en retour intervient dans le jeu des hormones. Par l'intermédiaire d'organes des sens (l'œil très particulièrement), seront stimulés des centres hypothalamiques, qui stimulent à leur tour l'hypophyse antérieure et les gonades. Peut-être aussi le système nerveux intervient-il entre les hormones sexuelles et les effecteurs.

Les actions hormoniques s'enchaînent en des séquences variées : c'est l'action des gonadotropes et secondairement de l'hormone thyroïdienne, sur les glandes génitales et leurs hormones. C'est le mécanisme hypothalamo-hypophysaire qui, activé ou non par la lumière, stimule les glandes génitales et leurs sécrétions hormoniques, puis se freine à un certain moment, entraînant la « phase réfractaire » et préparant ainsi la fin du cycle sexuel. C'est encore le mécanisme complexe de la ponte où interviennent successivement : l'hypophyse et la thyroïde sur l'ovaire ; l'hormone femelle, le foie, divers métabolismes utiles à la constitution des réserves et des membranes de l'œuf ; l'oviducte et l'utérus.

2° Du côté des FACTEURS EXTERNES, qui déclenchent les mécanismes de comportement, la cohérence du cycle est particulièrement évidente. Les résultats des étapes successives que nous avons étudiées au cours du cycle

deviennent en effet, à la fin de chaque étape, causes des étapes suivantes. Inscrivons entre parenthèses ces *effets* qui deviennent *causes* à leur tour. Nous obtenons la séquence suivante :

Territoire, Conquête femelle et Parade
(couple)
↙ ↘
Copulation Nidification
(nid)
↘ ↙
Ponte
(œufs)
↓
Incubation
(poussins)
↓
Elevage

Ainsi le cycle apparaît-il comme formé de maillons qui se déterminent et s'enchaînent les uns les autres.

3° Ces faits impliquent un AUTOMATISME d'enchaînement, une manière de rythme interne. Ce rythme est autonome, mais jusqu'à un certain degré. Une certaine *labilité*, une certaine *souplesse* permettent au cycle sexuel de se modeler sur les *conditions de milieu*, plus ou moins variables selon les régions, les climats et aussi les années. Ainsi le cycle s'adaptera-t-il aux conditions environnantes du moment pour la meilleure réussite de l'acte de la procréation et de la vie des jeunes poussins.

Le cycle sexuel est déclenché, en partie par le *fonctionnement autonome progressif* de l'hypophyse, après la phase réfractaire de la précédente saison sexuelle, en partie par l'*action de la lumière* qui dans certains cas joue le rôle d'un agent synchronisant de l'activité sexuelle avec le rythme des saisons. Les gonades se développent dans les deux sexes, mais *le mâle est en avance*. Il attend la maturité de la femelle, tout en la stimulant, la parade synchronisant en fait les activités sexuelles des deux partenaires. L'apparition saisonnière d'une nourriture favorable constitue un facteur supplémentaire essentiel du mûrissement de l'ovaire et de la ponte et ainsi de la synchronisation du cycle sexuel du couple avec le rythme cosmique extérieur.

4° Dans le jeu des hormones sexuelles de l'Oiseau, L'HORMONE MALE joue le rôle essentiel à plusieurs titres. Le mâle a l'initiative, il conduit le couple, il excite la femelle et l'amène à son diapason sexuel. Mais l'hormone mâle agit aussi dans le sexe femelle et il se peut que sa sécrétion par l'ovaire soit un fait commun à tous les Oiseaux. Cette hormone mâle ovarienne interviendrait, d'après les observations et expériences faites, plus souvent qu'on ne s'y attendrait selon les lois de la physiologie classique établies surtout chez les Mammifères. La notion de *spécificité d'action* des hormones paraît également moins stricte chez les Oiseaux que chez les Mammifères. Les deux sexes sont *sexuellement bipotents* chez les Oiseaux et chacun d'eux paraît posséder un *double jeu de mécanismes nerveux* destinés à permettre les actes des comportements mâles et femelles. La femelle présente souvent une bisexua-

lité effective, alternative ou simultanée selon les cas. Il en est de même parfois chez le mâle lors de l'accomplissement du coït.

5° Le SYSTÈME NERVEUX joue de son côté un rôle très important. On observe maintes fois chez les Oiseaux que les mécanismes responsables du comportement sexuel sont plus complexes du côté nerveux que du côté endocrinien, plus variés aussi. On peut admettre, semble-t-il, que des enchaînements de mécanismes, se commandant les uns les autres, existent tout autant, sinon plus, sur le plan nerveux que sur le plan endocrinien. Le système nerveux joue dans certains cas un rôle prépondérant ou exclusif.

On voit que dans l'ensemble les différents actes du comportement sexuel, au cours du cycle saisonnier des Oiseaux, sont le résultat de combinaisons complexes et variées de *facteurs hormonaux et nerveux*, sur lesquelles des facteurs externes exercent leurs actions *modificatrices* (lumière, nourriture...) et *déclenchantes* (déclencheurs, stimuli signaux). Les participations des facteurs internes endocrines et nerveux sont, nous l'avons dit, variables. Dans une vue synoptique du cycle sexuel, Emlen a admis, dans son travail de 1940 sur la Troupiale tricolore (*Agelaius tricolor*), que, du début de la nidification au début de l'incubation, le développement du comportement sexuel est surtout lié à des facteurs physiologiques endocriniens et que, durant le reste du cycle, le degré du développement est largement contrôlé par des situations externes associées au nid et mettant surtout en œuvre des facteurs psychiques. Il semble que cette notion convienne à beaucoup d'espèces d'Oiseaux.

BIBLIOGRAPHIE

1934. ALLÉE (W. C.). — Recent studies in mass physiology. (*Biol. Reviews*, vol. 9, p. 1-48).

1940 ALLÉE (W. C.) et COLLIAS (M.). — The influence of estradiol on the social organization of flocks of hens. (*Endocrinol*, vol. 27, p. 87-94). — 1939. ALLÉE (W. C.) COLLIAS (N.) et LUTHERMAN (C. Z.). — Modification pf the social order in flocks of hens by the injection of testosterone propionate. (*Physiol. Zool.*, vol. 12, p. 412-440).

1934. ALLEN (A. A.). — Sex rythm in the ruffed grouse (*Bonasa umbellus L.*) and other birds. (*Auk*, vol. 60).

1951. ARMSTRONG (E. A.). — *La vie amoureuse des Oiseaux*. (*Albin Michel, Paris*. Traduction de J. Fillon, 1952), 445 p.

1952. ASSENMACHER (I.). — La vascularisation du complexe hypophysaire chez le Canard domestique. (*Arch. Anat. et Morphol. exp.*, vol. 41, p. 69 à 152.)

1952. ASSENMACHER (I.) et BENOIT (J.). — Contribution à l'étude des relations de la substance Gomori-positive avec le complexe hypophysaire et la gonadostimulation chez le Canard domestique. (*C. R.Ac. Sci.*, vol. 236, p. 133).

1953. BALDWIN (P. H.). — Annual cycle, environment and evolution in the Hawaiian honey creepers. (*aves : drepaniidae*). (*Univ. Calif. public. Zool.*, vol. 52, p. 285-398).

1949. BARGMANN (W.). — Uber die neurosekretorische Verknüpfung von Hypothalamus und Hypophyse. (*Klin. Wochenschr.*, p. 617-622).

1949. BARTHOLOMEW (Jr. G. A.). — The effect of light intensity and day length on reproduction in the english sparrow. (*Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. 101, p. 455-476).

1949. BEACH (F. A.). — *Hormones and behavior*. (*Paul B. Hoeber, N. Y., London*, 368 p. — 1952. Effects of forebrain injury upon mating behavior in male Pigeons. (*Behaviour*, vol. 4, p. 36-59).

1940. Bennett (M. A.). — The social hierarchy of ring doves. II The effect of treatment with testosterone propionate. (*Ecology*, vol. 21, p. 148-165).

1923 *a*. Benoit (J.). — Transformation expérimentale du sexe par ovariectomie précoce chez la Poule domestique. (*C. R. Ac. Sci.*, vol. 177, p. 1074-1077). — 1923 *b*. Benoit (J.). — Sur la structure histologique d'un organe de nature testiculaire développé spontanément chez une Poule ovariectomisée. (*C. R. Ac. Sci.*, vol. 177, p. 1234-1246). — 1924. Recherches sur l'activité endocrinienne du testicule impubère chez les Gallinacés. (*Arch. Histol. et Embryol.*, vol. 3, p. 247-280). — 1929. Le déterminisme des caractères sexuels secondaires du Coq domestique. Etude physiologique et histophysiologique. (*Arch. de Zool. expér.*, vol. 69, p. 219 à 499). — 1932. L'inversion sexuelle de la Poule déterminée par l'ablation de l'ovaire gauche. (*Arch. de Zool. exp. et gén.*, vol. 73, p. 1-112). — 1934. Activation sexuelle obtenue chez le Canard par l'éclairement artificiel pendant la période de repos génital. (*C. R. Ac. Sci.*, vol. 199, p. 1671-1673). — 1935 *a*. Rôle des yeux dans l'action stimulatrice de la lumière sur le développement testiculaire chez le Canard (avec démonstration) (*C. R. S. Biol.*, vol. 118, p. 669-671). — 1935 *b*. Rôle de l'hypophyse dans l'action stimulatrice de la lumière sur le développement testiculaire chez le Canard (avec démonstrations). (*C. R. S. Biol.*, vol. 118, p. 672-674). — 1935 *c*. Stimulation par la lumière artificielle du développement testiculaire chez des Canards aveuglés par section du nerf optique (avec démonstrations) (*C. R. S. Biol.*, vol. 120, p. 133-136). — 1935 *d*. Stimulation par la lumière artificielle du développement testiculaire chez des Canards aveuglés par énucléation des globes oculaires (avec démonstrations) (*C. R. S. Biol.*, vol. 120, p. 136-139). — 1936 *a*. Hypertrophie du foie chez le Canard thyroïdectomisé. Rôle de la préhypophyse dans son enrichissement en lipides. (*C. R. Ac. Sci.*, vol. 203, p. 468-471). — 1936 *b*. Rôle de la thyroïde dans la gonadostimulation par la lumière artificielle chez le Canard domestique. (*C. R. S. Biol.*, vol. 123, p. 243-245). — 1936 *c*. Facteurs externes et internes de l'activité sexuelle. I. Stimulation par la lumière de l'activité sexuelle chez le Canard et la Cane domestique. (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, vol. 70, p. 487-533). — 1937. Facteurs externes et internes de l'activité sexuelle. II. Etude du mécanisme de la stimulation par la lumière de l'activité testiculaire chez le Canard domestique. Rôle de l'hypophyse. (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, vol. 71, p. 393-437). — 1938 *a*. Action de divers éclairements localisés dans la région orbitaire sur la gonadostimulation chez le Canard mâle impubère. Croissance testiculaire provoquée par l'éclairement direct de la région hypophysaire (*C. R. S. Biol.*, vol. 127, p. 909-913). — 1938 *b*. Rôle des yeux et de la voie nerveuse oculo-hypophysaire dans la gonadostimulation par la lumière artificielle chez le Canard domestique. (*C. R. S. Biol.*, vol. 129, p. 231). — 1950 *a*. Glandes endocrines. (in Grassé, *Traité de Zoologie*, vol. XV. Oiseaux, p. 290-334, Masson, Paris). — 1950 *b*. Organes uro-génitaux. (in Grassé *Traité de Zoologie*, vol. XV. Oiseaux, p. 341-377, Masson, Paris). — 1950 *c*. Reproduction. Caractères sexuels et hormones. Déterminisme du cycle sexuel saisonnier. (in Grassé *Traité de Zoologie*, Masson, Paris, vol. XV. Oiseaux, p. 384-478).

1951. Benoit (J.) et Assenmacher (I.). — Étude préliminaire de la vascularisation de l'appareil hypophysaire du Canard domestique. (*Arch. Anat. micros. et de Morphol. expér.*, vol. 40, p. 27-41). — 1953 *a*. Benoit (J.) et Assenmacher (I.). — Action des facteurs externes et plus particulièrement de facteur lumineux sur l'activité sexuelle des Oiseaux. (*Rapport à la 2e Réunion des Endocrinolog. de langue franc.*, Masson et Cie, Paris, p. 33-80). — 1953 *b*. Rapport entre la stimulation sexuelle préhypophysaire et la neurosécrétion chez l'Oiseau. (*Arch. Anat. microsc. et Morphol. expérim.*, vol. 42, p. 334-386). — 1954. Sensibilité comparée des récepteurs superficiels et profonds dans le réflexe opto-sexuel chez le Canard. (*C. R. Ac. Sc.*, vol. 239, p. 105-107).

1953. Benoit (J.), Assenmacher (I.) et Manuel (S.). — Pénétration des radiations visibles jusqu'à l'encéphale à travers la région orbitaire chez le Canard. Sa mesure par un procédé photographique. (*C. R. S. Biol.*, vol. 147, p. 40-44).

1952. Benoit (J.), Assenmacher (I.) et Walter (F. X.). — Différences de sensibilité de la rétine du Canard aux radiations colorées, dans le réflexe pupillaire et dans le réflexe opto-sexuel, (*C. R. S. Biol.*, vol. 146, p. 1027).

1953. Benoit (J.), Assenmacher (I.) et Walter (F. X.). — Dissociation expérimentale des rôles des récepteurs superficiel et profond dans la gonadostimulation hypophysaire par la lumière chez le Canard (*C. R. S. B.*, vol. 147, p. 186).

1947. Benoit (J.) et Clavert (J.). — Analyse du processus d'ossification médullaire folliculinique chez les Oiseaux. (*C. R. Ass. Anat.*, n° 50, 34e Réunion, p. 27-34). — 1950. Action de la folliculine sur la calcémie et l'ossification médullaire chez les Oiseaux. *Anat. Internat. Congr.*, Oxford).

1950. Benoit (J.), Mandel (M.), Walter (F. X.) et Assenmacher (I.). — Sensibilité testiculaire aux hormones gonadotropes hypophysaires chez le Canard domestique, au cours de la régression testiculaire saisonnière. (*C. R. S. Biol.*, vol. 134, p. 1400-1403).

1944. Benoit (J.) a. Ott (L.). — External and internal factors in sexual activity. Effect of radiation with different wave-lengths on the mechanisms of photostimulation of the hypophysis and on testicular growth in the immature Duck. (*Yale J. of Biol. a. Medic.*, vol. 17, p. 27-46).

1950. Benoit (J.), Walter (F. X.) et Assenmacher (I.). — Nouvelles recherches relatives à l'action de lumières de différentes longueurs d'onde sur la gonadostimulation du Canard mâle impubère. (*C. R. S. Biol.*, vol. 144, p. 1206-1211).

1930. Bissonnette (T. H.). — III. The normal regressive changes in the testis of the European Starling (*Sturnus vulgaris*) from may to november. (*Amer. J. of Anat.*, vol. 46, p. 477-497. — 1931. V. Effects of light of different intensities upon the testis activity of the European starling (*Sturnus vulgaris*) (*Physiol. Zool.*, p. 542-574) vol. 4, — 1941. Photoperiodicity in animals. (*Am. Philos. Soc.*, 118-121 et 123-124).

1947. Blivaiss (B. B.). — Interrelations of thyroid and gonad in the development of plumage and other sex characters in Brown Leghorn Roosters. (*Phys. Zool.*, vol. 20, p. 67-107).

1943. Boss (W. R.). — Hormonal determination of adult characters and sex behavior in herring gulls (*Larus argentatus*). (*J. exp. Zool.*, vol. 94, p. 181-206).

1950. Bourliére (F.). — Esquisse écologique. In Grassé.(*Traité de Zoologie*, Masson, Paris; T. XV. Oiseaux, p. 757-791).

1947. Bretschneider (L. H.) a. Duyvene de Wit (J. J.). — *Sexual endocrinology of non Mammalian Vertebrates*. (*Elsevier Publishing Company*) (146 p.).

1937. Bülbring (E.). — The standardisation of cortical extract by the use of ducks. (*J. Physiol.*, vol. 89, p. 64-80).

1942. Bullough (W. S.). — The reproduction cycles of the British and continental races of the starling. (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, ser. B, vol. 231, p. 165-246). — 1951. *Vertebrate sexual cycle*, (*Methuen a. Co.*, London, 117 p).

1941. Burger (J. W.). — Experimental modification of the plumage cycle of the male European Starling. (*Bird Banding*, vol. 12, p. 27-29. — 1947. On the relation of day-length to the phases of testicular involution and inactivity of the spermatogenetic cycle of thestarling. (*J. exp. Zool.*, vol. 105, p. 259-267.). — 1949. A review of experimental investigations on seasonal reproduction in birds. (*Wilson Bull.*, vol. 61, p. 211-230.

1941. Caridroit (F.). — La thyroxine diminue le seuil de réponse de la crête à l'hormone mâle. (*C. R. S. Biol.*, vol. 135, p. 1570-1). — 1946. Psycho-physiologie des glandes endocrines et du système neuro-végétatif. (*Nouveau Traité de Physiologie*, Presses Universitaires France, vol. VII, Livre II, 109 pages).

1945. Caridroit (F.) et Régnier (V.). — Différence de la sensibilité à l'hormone femelle du Chapon et de la Chaponne Leghorn doré. (*C. R. S. B.*, vol. 139, p. 371-373.

1933. Carpenter (C. R.). — Psychobiological studies of social behavior in Aves. I. The effect of complete a. incomplete gonadectomy on the primary sexual activity of the male Pigeon. (*Journ. comp. Psychol.*, vol. 16, p. 25-96).

1907. Ceni (C.). — L'influence des centres corticaux sur les phénomènes de la génération et de la perpétuation de l'espèce. (*Arch. ital. Biologie*, vol. 48, p. 49-66). — 1927. Die

endokrinen Faktoren der Mutterliebe und die psychische Feminierung von Männchen. (*Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psychiatrie*, vol. 21, p. 131-142).

1950. CHAMPY (C.), COUJARD (R.) et DEMAY (M.). — La sensibilité aux hormones. Ses caractéristiques et son mécanisme. (*Ann. d'Endocr.*, vol. 11, p. 195-211).

1954. CHAPIN (J. P.). — The calendar of wideawake fair. (*The Auk*, vol. 71, p. 1-15).

1937. CLARK (L. B.), LEONARD (S. L.) a. BUMP (G.). — Light and the sexual cycle of game birds. (*Science*, vol. 85, p. 339-340).

1942. CLAVERT (J.). — Etude de l'action de la folliculine sur le métabolisme du calcium et sur le squelette des Oiseaux (Thèse de Médecine, Alger) (184 p.). — 1948. Contribution à l'étude de la formation des œufs télolécithiques des Oiseaux. — Mécanismes de la formation de la coquille. (Thèse de Sciences, Strasbourg) (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, vol. 82, p. 289-339. — Influence de la thyroxine sur la vitellogenèse de la phase de grand accroissement des follicules. (*C. R. Ac. Sci.*, vol. 232, p. 1868-1870). — 1953. La biochimie de l'ovogenèse. (*Arch. néerl. Zool.*, I. Suppl., 17 p.).

1946. COLLARD (J.) et GREVENDAL (L.). — Etude sur les caractères sexuels des Pinsons. (*Le Gerfaut*, p. 89-107).

1944. COLLIAS (N.). — Aggressive behavior among vertebrate animals. (*Physiol. Zool.*, vol. 17, p. p. 83-123).

1943. COUJARD (R.). — Le rôle du sympathique dans les actions hormonales. (*Bull. biol.*, vol. 77, p. 120-223).

1946. COWLES (R. B.) a. NORDSTROM (A.). — A possible avian analogue of the scrotum. (*Science*. vol, 104, p. 586-587).

1911. CRAIG (W.). — Oviposition induced by the male in Pigeons. (*J. Morphol.*, vol. 22, p. 299-305).

1941 DAANJE (A.). — Ueber das Verhalten des Haussperlings (*Passer domesticus (L)*). (*Ardea*, vol. 30, p. 1-42).

1938. DARLING (F. F.). — *Birds flocks a. the breeding cycle — A contribution to the study of avian sociality*. (Cambridge Univers. Press, 124 p.).

1941. DAVIS (E. D.) et DOMM (L. V.). — The sexual behavior of hormonally treated domestic fowl (*Proc. Soc. exp. Biol. a. Med.*, vol. 48, p. 667-669.). — 1943. The influence of hormones on the sexual behavior of domestic fowl. (*Essays in Biology*, p. 171-181.)

1924. DOMM (L. V.). — Sex-reversal following ovariotomy in the fowl (*Proc. Soc. f. exp. Biol. a. Medic.*, vol. 22, p. 28-35). — 1927. New experiments on ovariotomy and the problem of sex inversion in the fowl. (*J. of. exp. Zool.*, vol. 48, p. 32-119). — 1939. Intersexuality in adult brown Leghorn male as a result of estrogenic treatment during early embryonic life. (*Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* vol. 42, p. 310-312).

1943. DOMM (L. V.) et BLIVAISS (B. B.). — Male copulatory behavior in brown Leghorn hens following implantation of testosterone propionate pellets. (*Anat. Rec.*, vol. 87, p. 438).

1942. DOMM (L. V.), DAVIS (D. E.) et BLIVAISS (B. B.). — Observations on the sexual behavior of hormonally treated brown Leghorn fowl. (*Anat. Rec.*, vol. 84, p. 481-482).

1940. EMLEN (J. T.). — An experimental analysis of the breeding cycle of the tricolored red-wing (*Agelaïus tricolor*). (*The Condor*, vol. 43, p. 209-219).

1942. EMLEN (J. T.) et LORENZ (F. W.). — Pairing responses of freeliving valley-quail to sex hormone pellet implants. (*Auk*, vol. 59, p. 369-378).

1925. FINLAY (G. F.). — Studies on sex differentiation in fowls. (*Brit. J. of exp. Biol.*, vol. 2, p. 439-468).

1914. FIRKET (J.). — Recherches sur l'organogenèse des glandes sexuelles chez les Oiseaux (*Arch. de Biol.*, vol. 29, p. 201-349).

1943. FRAPS (R. M.). — Potencies of anterior pituitary glands of mature chickens in the induction of ovulation in the hen. (*Anat. Rec.* vol., 87, p. 443).

1949. FRAPS (R. M.), HOOKER (C. W.) et FORBES (T. R.). — Progesterone in blood plasma of cocks and non ovulating hens. *Science*, vol. 109, p. 439).

1916. GOODALE (H. D.). — Note on the behavior of capons when brooding chicks. (*J. Anim. behavior*, vol. 6, p. 319-324).

1950. GRASSÉ (P.). — Organisation des Sociétés d'Oiseaux. (*Traité de Zoologie*, Masson, Paris, T. XV, Oiseaux, p. 748-756).

1947. GREEN (J. D.) a. HARRIS (G. W.). — The neurovascular link between the neurohypophysis and. adenohypophysis. (*J. of Endocr.*, col. 5, p. 136-146).

1942. GREENWOOD, (A. W.) and BLYTH (J. S. S.). — Some effects of thyroid and gonadotrophic preparations in the fowl. (*Quart. J. Exp. Physiol.*, vol. 31, p. 175-185).

1941. GUHL (A. M.). — The frequency of matings in relation to social position in small flocks of white Leghorns. (*Anat. Rec.*, Suppl. vol. 81, p. 113).

1904. HARPER (E. H.). — The fertilization and early development of the Pigeon's egg. (*Amer. J. Anat.*, vol. 3, p. 349-386).

1939. HAMILTON (J. B.) and GOLDEN (W. R. C.). — Responses of the female to male hormone substances. (*Endocr.*, vol. 25, p. 737-748).

1911. HEINROTH (O.). — Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie, und Psychologie der Anatiden. (*Verhandl. V. Int. Ornithol.-Kong.*, Berlin).

1938. HERRICK (E. H.) and TORSTVEIT (O.). — Some effects of adrenalectomy in fowls. (*Endocr.*, vol. 22, p. 469-473).

1943. HERTZ (R.), FRAPS (R. M.) and SEBRELL (W. H.). — Induction of avidin formation in the avian oviduct by stilboestrol plus progesterone. (*Proc. Soc. exp. Biol. a. Med.*, vol. 52, p. 142-144).

1943. HESS (W. R.). — Das Zwischenhirn als Koordinationsorgan. (*Helv. Physiol. Acta*, vol. 1, p. 549-565).

1935. HOWARD (E.). — *The nature of a bird's world*. (*Cambridge Univ. Press*).

1920 et 1948. HOWARD (H. E.). — *Territory in bird life*. (*London, Collins*, 224 p. ds Edition 1948).

1952. HOWELL (T. R.) et BARTHOLOMEW (G. A.). — Experiments on the mating behavior of the hewer blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). (*The Condor*, vol. 54, p. 140-151).

1953. HUSTON (J. M.) and NALBANDOV (A. V.). — Neurohumoral control of the pituitary in the fowl. (*Endocr.*, vol. 52, p. 149-156).

1941. HUXLEY (J.). — *L'homme, cet être unique*. (La Presse franç. et étrangère, 370 p.).

1937. JOUARD (H.). — Sur un cas d'accouplement « pour le plaisir » chez des Mésanges. (*Alauda*, vol. 9, p. 230-231).

1939. KIRSCHBAUM (A.), PFEIFFER (C. A.), HEUWERSWYN (J.) et GARDNER (C. A.). — Studies on gonad-hypophysial relationship a. cyclic osseous changes in English Sparrow *Passer Domesticus L.* (*Anat. Rec.*, vol. 75, p. 249-263).

1937. KŒHLER (O.) et ZAGARUS (A.). — Beiträge zum Brutverhalten des Halbbandregenpfeifers (*Charadrius h. hiaticula* L.). (*Beitr. Fortpfl. biol. Vogel*, vol, 13, p. 1-9).

1940. KORTLANDT (A.). — Eine Ubersicht der angeborenen Verhaltensweisen des Mitteleuropäischen Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis*, Shaw and Nodder), ihre Funktion, ontogenetische Entwicklung und phylogenetische Herkunft. (*Arch. neerl. Zool.*, vol. 4, p. 401-442).

1940. LACK (D.). — Pair formation in birds. (*The Condor*, vol. 42, p. 269-286). — 1943. *The life of the robin*. (London H. F. a. G. Witherby). — 1950. The breeding seasons of european birds. (*Ibis*, vol. 92, p. 288-316).

1947. DE LAVELEYE (R.). — Mœurs sexuelles et sociales des Canards colverts et de quelques autres Anatidés. (*Le Gerfaut*, vol. 3, p. 116-139).

1938. LEBLOND (Ch. Ph.). — Mécanisme de l'instinct maternel. (16e *Congrès internat. Physiol. Zurich*, p. 117-118).

1939. LEONARD (S. L.). — Induction of singing in female canaries by injections of male hormone (*Proc. Soc. f. exp. Biol. and. Medicine*, vol. 41, p. 229-230).

1952. LEROY (P.). — Effets de la cortisone sur le développement et les glandes endocrines des Rats et des Hamsters. (*Thèse de Sciences*, Paris, 164 p.).

1954. LEROY (P.) et BENOIT (J.). — Observations préliminaires sur les effets de la surrénalectomie bilatérale chez le Canard mâle adulte. (*C. R. Ac. Sci.*, vol. 238, p. 158-160).

1927. LIENHART (R.). — Contribution à l'étude de l'incubation. (*C. R. S. Biol.*, vol. 97, p. 1296-7).

1931. Lorenz (K.). — Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. (*Journ. für Ornithologie*, vol. 79, p. 67-120). — 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. (*Journ. für Ornithol.*, vol. 83, p. 137-213).

1950. Marshall (A. J.). — Leaf-display and the sexual cycle in the tooth-billed « bower bird » (*Scenopœetes dentirostris* Ramsay). (*Proc. Zool. London Soc.*, vol. 120, p. 749-759). — 1951. Food availability as a timing factor in the sexual cycle of birds. (*The Emu* vol. 50, p. 267-282). — 1952. Non-breeding among arctic birds. (*Ibis*, vol. 94, p. 310-333).

1922. Marshall (F. H. A.). — *The physiology of reproduction.* (Longmans, N. Y. 770 p.).

1939. Matthews (L. H.). — Visual stimulation and ovulation in pigeons. (*Proc. Roy. Soc. B.*, vol. 126, p. 557-560).

1950 *a*. Mayaud (N.). — Biologie de la reproduction. (in Grassé *Traité de Zoologie*, Masson, Paris). Oiseaux, vol. XV, p. 539-653). — 1950 *b*. Voix et sons. (In Grassé, *Traité de Zoologie*, Masson, Paris, Oiseaux, vol. XV, p. 689-696). — 1950 *c*. Comportement et vie sociale. — (in Grassé, *Traité de Zoologie*, Masson, Paris, Oiseaux, vol. XV, p. 697-746).

1948. Miller (A. H.). — The refractory period in light-induced reproductive development of golden-crowned sparrows. (*Journ. exp. Zool.*, vol. 109, p. 1-11). — 1949. Potentiality for testicular recrudescence during the annual refractory period of the golden-crowned sparrow. (*Science*, vol. 109, p. 546. N° 2839). — 1954. The occurrence and maintenance of the refractory period in crowned sparrows. (*The Condor*, vol. 56, p. 13-20).

1943. Morley (A.). — Sexual behaviour in british birds from october to january (*The Ibis*, vol. 85, p. 132-158).

1936. Murphy (R. C.). — *Oceanic birds of South America* (Americ. Mus. Natur. Hist., N. York).

1953. Nalbandov (A. V.). — Endocrine control of physiological functions. (*Poultry Sci.*. vol. 32, p. 88-103). — 1945. Nalbandov (A. V.), Hochhauser (P. V. T.) et Dugas (M), — A study of the effect of prolactin on broodiness and on cock testes. (*Endocr.*, vol. 36, p. 251-258).

1937. Nice (M. M.). — Studies in the life history of the Song Sparrow. (*Trans. Linn. Soc.*, vol. 4.

1935. Noble (G. K.) and Vogt (W.). — An experimental study of sex recognition in birds, (*The Auk*, vol. 42, p. 278-286).

1940. Noble (G. K.) and Wurm (M.). — The effect of testoterone propionate on the black-crowned night heron. (*Endocr.*, vol. 26, p. 837-850).

1942. Noble (G. K.) and Zitrin (A.). — Induction of mating behavior in male and female chicks following injection of sex hormones. (*Endocr.*, vol. 30, p. 327).

1949. Palmgren (P.). — On the diurnal rythm of activity and rest in birds. (*The Ibis*. vol. 91, p. 561).

1936. Parkes (A. S.) and Selye (H.). Adrenalectomy of birds. (*J. of Physiology*. vol. 86).

1936. Patel (M. D.). — The physiology of the formation of « pigeon's milk ». (*Physiol, Zool.*, vol. 9, p. 129-152).

1918. Pézard (A.). — Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les Oiseaux. (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, vol. 52, p. 1-176).

1940. Polikarpova (E.). — Influence of external factors upon the development of the sexual gland of the Sparrow. (*C. R. Ac. Sci.* URSS, vol. 26, p. 91-5).

1951 *a*. Poulsen (H.). — Morphological a. ethological notes on a hybrid between a domestic duck a. a domestic goose. (*Behaviour*, vol. 3, p. 99-104). — 1951 *b*. Inheritance and learning in the song of the Chaffinch. (*Fringilla coelebs L.*) (*Behaviour*, vol. 3, p. 216-227).

1923. Riddle (O.). — Suprarenal hypertrophy coincident with ovulation. (*Amer. J. Physiol.*, vol. 66, p. 322-339). — 1925. Birds without gonads : their origin, behaviour, and bearing of the theory of the internal secretion of the testis. (*Brit. J. of exp. Biol.*, vol. 2, p. 211-246).

1935. Riddle (O.), Bates (R. W.) and Lahr (E. L.). — Prolactine induces broodiness in fowl. (*Amer. J. of Physiol.*, vol. 111, p. 352-360).

1931. Riddle (O.) and Braucher (P. F.). — Studies... XXX. Control of the special secretion of the crop-gland in Pigeons by an anterior pituitary hormone. (*Amer. J. of Physiol.*, vol. 97, p. 617-625).

1939. Riddle (O.) and Johnson (M. W.). — An undescribed type of partial sex-reversal in dove hybrids from a sub-family cross. (*Anat. Rec.*, vol. 75, p. 509-527).

1944. Riddle (O.) and Lahr (E. L.). — On broodiness of ring doves following implants of certain steroid hormones. (*Endocr.*, vol. 35, p. 255-260).

1936. Riley (G. M.). — Factors concerning the diurnal spermatogenic cycle of the male sparrow. (*Anat. Rec.*, vol. 64, p. 40).

1938. Riley (G. M.) and Witschi (E.). — Comparative effects of light stimulation and administration of gonadotrophic hormones on female sparrows. (*Endocr.*, vol. 23, p. 618-624).

1941. Roberts (J.) a. Carver (J. S.). — Electric light for egg production (*Agr. Engin.*, vol., 22, p. 357-360).

1922. Rogers (F. T.). — Studies of the brain stem. VI. — An experimental study of the corpus striatum of the pigeon as related to various instinctive types of behavior. (*J. comp. Neurol.*, vol., 35, p. 21-60).

1944. Rotchild (I) and Fraps (R. M.). — Relation between light-dark rythms and hour of lay od eggs experimentally retained in the hen. (*Endoc.*, vol. 35, p. 355-362).

1928. Scharrer (E.). — Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen (Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische I.) (*Zeits. f. Vergl. Physiol.*, vol. 7, p. 1-38).

1954. Scharrer (E.) u. Scharrer (B.). — Neurosekretion. (*Handb. des mikrosk. Anat. des Menschen*, VI,5, p. 952-1066).

1939. Schildmacher (H.). — Uber die künstliche Aktivierung der Hoden einiger Vogelarten im Herbst durch Belichtung und Vorderlappenhormone. (*Biol. Zentralbl.*, vol. 59, p. 653-57).

1922. Schjelderup-Ebbe (T.). — Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuns. (*J. f. Psychol.*, vol. 88, p. 225-252).

1944. Schooley (J. P.) and Riddle (O.). — Effect of lightupon time of oviposition in ring-doves. (*Physiol. Zool.*, vol. 17, p. 187-193).

1889. Schrader (M. E.). — Zur Physiologie des Vogelhirns. (*Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Thiere*, vol., 44, p. 175-238).

1945. Schwartz (C. W.). — The ecology of the prairie chicken in Missouri. (*Univ. Mo Studies*, vol., 20, p. 1).

1934. Scott (H. M.) and Payne (L. F.). — The effect of gonadectomy on the secondary sexual characters of the bronze turkey (*M. Gallopavo*). (*J. exp. Zool.*, vol., 69, p. 129-136).

1942. Scott (J. W.). — Mating behavior of the Sage grouse. (*Auk*, T. 59, p. 477-498).

1898. Sellheim (H.). — Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. (*Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäk.*, vol. 1, p. 229).

1901. Selous (E.). — An observational diary of the habit-mostly domestic- of the great crested Grebe (*Podicipes cristatus*). (*Zoologist*, vol. 5, p. 180-182.

1939. Shoemaker (H. H.). — Effect of testosterone propionate on behavior of the female canary. (*Proc. Soc. exp. Biol. a. Med.*, vol. 41, p. 299-302).

1950. Skutch (A. F.). — The nesting seasons of central american birds in relation to climate and foodsupply. (*Ibis*, vol., 92, p. 185-222).

1928. Stricker (P.) et Gruter (F.). — Action du lobe antérieur de l'hypophyse sur la montée laiteuse. (*C. R. S. Biol.*, vol. 99, p. 1978-1980).

1948. Taber (E.). — The relation between ovarian growth a. sexual characters in brown Leghorn chicks treated with gonadotrophins. (*J. exp. Zool.*, vol. 107, p. 65-108).

1929. Taibell (A.). — Risveglio artificial di istinti tipicamente femminili nei maschi di taluni uccelli. (*Atti Soc. Nat. e Mat. Modena*, vol. 7, p. 93-102).

1947. Temperton (H.) and Dudley (F. J.). — The relative importance of light and food on winter egg production. (*Harp. Ad. Util. P. oultry. J.*, vol. 32, p. 2).

1931. TINBERGEN (N.). — Zur Paarungsbiologie der Fluss-Seeschwalbe (*Sterna h. hirundo L.*). (*Ardea*, vol. 20, p. 1-18). — 1936. TINBERGEN (N.). — Zur Soziologie der Silbermöve (*Larus a. argentatus* Pontopp.). (*Beitr. Fortpflanzungsbiol. Vogel*, vol. 12, p. 89-96). — 1939. The behavior of the snow bunting in spring. (*Trans. Linn. Soc., N. Y.*, vol. 5), — 1950. *Etude de l'instinct.* (Traduction de B. de Zélicourt et F. Bourlière, Payot, Paris, 308 p.).

1939. UOTILA (U. U.). — The masculinizing effect of some gonadotrophic hormones on pullets compared with spontaneous ovariogenic virilism in hens. (*Anat. Rec.*, vol. 74).

1946. VAUGIEN (L.). — Influence de l'éclairement artificiel sur la reproduction et le métabolisme du Serin Serinus Canaria (*C. R. Ac. Sci.*, vol. 222, p. 926). — 1947. Variations saisonnières du poids encéphalique chez les Oiseaux passériformes (*C. R. Ac. Sci.*, vol. 224, p. 855-56). — 1948. Recherches biologiques et expérimentales sur le cycle reproducteur et la mue des Oiseaux Passériformes (*Bul. biol. Fr. et Belg.*, vol. 82, p. 166-213). — 1951. Sur le conditionnement, par la lumière et la chaleur, du cycle testiculaire du Moineau domestique (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, vol, 76, p. 335-339). — 1952 *a.* Sur le comportement sexuel singulier de la Perruche ondulée maintenue à l'obscurité. (*C. R. Ac. Sci.*, vol. 234, p. 1489). — 1952 *b.* Sur l'activité testiculaire, la teinte du bec et la mue du Moineau domestique soumis, en hiver, à l'éclairement artificiel continu. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, vol. 77, p. 385-407). — 1954. Influence de l'obscuration temporaire sur la durée de la « phase réfractaire » du cycle sexuel du Moineau domestique. (*Bull. Biol. Fr. et Belg.* vol. 88, p. 294-309).

1946. VERHEYEN (R.). — Aspects et évolution du comportement sexuel chez les Oiseaux (*Le Gerfaut*, vol. 1, p. 1-20).

1936. WARREN (D. C.) a. SCOTT (H. M.). — Influence of light on ovulation in the fowl. (*J. exp. Zool.*, vol. 74, p. 137-156).

1941. WEIL (A.). — The correlation between sex a. chemical composition of the central nervous system of white rats. (*Endocrinology*, vol. 29, p. 150-4).

1919. WHITMAN (C. O.). — The behavior of pigeons. (*Carn. Inst. Wash. Publ.*, n° 257, 161 p.).

1935. WITSCHI (E.). — Seasonal sex characters in birds a. their hormonal control (*Wilson Bull.*, vol. 47, p. 177-188).

1938. WITSCHI (E.) a. MILLER (R. A.). — Ambisexuality in the female starling. (*J. Exp. Zool.*, vol. 79, p. 475-487).

1945. WOLFSON (A.). — The role of the pituitary, fat deposition, and body weight in bird migration. (*The Condor*, vol. 47, p. 95-127).

1922. ZAWADOWSKY (M.). — *Das* Geschlecht und die Entwicklung der Geschlechtscharakteren. (*Impr. gouv. Moscou*, 255 p.). — 1926. Bisexua nature of the hen and experimental hermaphroditism in hens. (*Transact. of the Labor. of exp. Biol. of the Zoopark of Moscou.*, vol. 2, p. 164-179).

1942. ZITRIN (A.). — Induction of male copulatory behavior in a hen following administration of male hormone. (*Endocr.* vol. 31, p. 690).

DISCUSSION

D. LEHRMAN. — Peut-être fait-on une confusion quand on parle d'un côté, des « facteurs hormonaux » et de l'autre des « facteurs génétiques ». N'est-il pas vrai que les facteurs hormonaux sont aussi des facteurs génétiques? Je crois qu'une meilleure distinction serait celle entre les facteurs hormonaux et les autres facteurs physiologiques ou psychiques, qui ne sont pas encore, peut-être, étudiés. En effet, un facteur « génétique » *dans un Oiseau vivant*, n'est pas « gene »: il est quelque aspect de l'organisation physiologique. Le « gene for broodiness » par exemple, n'est pas un gène intéressant directement le comportement. Il doit plutôt déterminer, plus ou moins indirectement, quelque détail de la physiologie qui relève de l'incubation.

J. BENOIT. — Tous les phénomènes organiques de croissance, d'activité glandulaire etc..., ont évidemment une base héréditaire, innée. Pour cette raison, je n'ai pas insisté, à leur sujet, sur le caractère héréditaire de leurs propriétés.

H. HEDIGER. — On n'a pas encore, à ma connaissance, travaillé sur les Hiboux et autres Oiseaux nocturnes. On peut *a priori* s'attendre à retrouver une action de la lumière, ce phénomène si général, sur la reproduction de ces Oiseaux, mais probablement avec des modalités particulières. Chez les Oiseaux, comme chez les Mammifères, les Poissons et même chez les Végétaux, les mécanismes de réponse à l'agent lumineux varient beaucoup : on observe en effet des réponses positives, soit à des augmentations soit à des diminutions, soit même à une absence de lumière. Vaugien observe, chez la Perruche ondulée, que l'obscurité favorise la croissance des gonades.

P.P. GRASSÉ. — L'action de la lumière sur le cycle reproducteur des Oiseaux est assurément très diverse selon les espèces considérées. F. Paulian vient d'établir que les 25 espèces d'Oiseaux des îles Kerguelen se reproduisent de telle façon qu'en toute saison certaines espèces se reproduisent. Ainsi, des espèces sont stimulées par des quantités de lumière très différentes (espèces se reproduisant en jours longs, espèces se reproduisant en jours courts).

J. BENOIT. — Je citerai à ce propos le cas curieux d'une Truite, *Salvelinus fontinalis*, étudiée par Hoover. Cette Truite obéit à la variation cyclique saisonnière de la lumière, mais de telle sorte que la croissance des gonades coïncide avec la diminution de la longueur de l'éclairement journalier, après le solstice d'été. Si, expérimentalement, on avance le cycle de l'éclairement, on observe que le cycle sexuel de la Truite est avancé de la même durée et la croissance des gonades coïncide encore avec la diminution de l'éclairement. Les différentes espèces animales sensibles à la lumière semblent pouvoir y répondre chacune d'une manière particulière.

G. VIAUD. — J'aimerais exprimer tout d'abord ma profonde admiration pour l'exposé que M. Le Professeur Benoit vient de nous faire sur le déterminisme si complexe du comportement reproducteur des Oiseaux. Je voudrais aussi faire quelques rapprochements entre les résultats des recherches de M. Benoit et les miens propres, dont je vous ai parlé hier. M. Benoit met l'accent sur les grandes différences que présentent, d'une part l'action de la lumière dans la gonado-stimulation des Oiseaux, et d'autre part, le rôle des perceptions dans le déclenchement des réactions du comportement reproducteur, par

exemple : la vue du partenaire sexuel, la vue du nid, des œufs etc... Nous retrouvons dans ces faits la distinction fondamentale des stimuli-agents (lumière) et des stimuli-signes (objets perçus). De tels faits donneraient à eux seuls une réponse aux questions posées hier par M. Lorenz sur cette distinction. M. Piéron a distingué aussi, naguère, le rôle réflexogène des fonctions sensorielles et leur rôle cognitif, cela revient au même.

Deuxième point. Vous démontrez, dans le cadre des mêmes faits qu'il y a deux fonctions photoréceptrices différentes, la fonction visuelle et une fonction neuro-hormonale, caractérisées par deux maxima de sensibilité situés en des points différents de l'échelle des radiations spectrales. Vous savez, car vous avez suivi autrefois mes recherches à Strasbourg sur le phototropisme, que je distingue aussi deux fonctions photoréceptrices : la fonction visuelle et le sens dermatoptique (maximum de sensibilité dans les ondes spectrales courtes ou l'ultra-violet de Wood). La grande distance entre les maxima de sensibilité de votre fonction réceptrice neuro-hormonale et du sens dermatoptique n'a ici qu'une importance relative : elle tient simplement à la nature des substances absorbant la lumière. Mais ce qui importe, pour l'analyse des comportements, c'est le rôle des fonctions réceptrices. La fonction photoréceptrice neuro-hormonale a un rôle réflexogène comme la fonction dermatoptique, tandis que la fonction visuelle acquiert promptement un rôle cognitif ou représentatif.

Troisième point, la fonction photoréceptrice neuro-hormonale s'exerce essentiellement dans la région hypothalamo-hypophysaire et met en jeu des mécanismes relativement très simples en regard de ceux de la fonction perceptive, laquelle dépend au moins de toute la région opto-striée, sphère cérébrale instinctivo-affective particulièrement importante chez les Oiseaux comme vous le soulignez. Ce sont des distinctions analogues à celles que j'ai faites hier entre les mécanismes rudimentaires des tropismes et les mécanismes très compliqués des instincts.

Quatrième point, Au début du comportement reproducteur, les facteurs déterminants sont surtout hormoniques, à la fin ils sont surtout nerveux. De même les tropismes jouent un rôle plus ou moins important au début des comportements instinctifs de beaucoup d'Invertébrés, mais leur rôle est à peu près nul à la fin des mêmes comportements.

Enfin, vous remarquez que les mécanismes nerveux instinctifs peuvent jouer seuls et donner des comportements sexuels caractérisés et que ces mécanismes, essentiellement perceptifs, jouent un rôle plus grand que les physiologistes ne l'ont cru. Je me réjouis de cette remarque, étant psychologue de formation.

J. BENOIT. — Je suis heureux des correspondances que M. Viaud relève entre certains résultats observés chez les Oiseaux et ceux qu'il a lui-même obtenus chez des animaux inférieurs. Je suis particulièrement intéressé par la distinction qu'il fait entre deux fonctions rétiniennes la sensibilité photique visuelle et la sensibilité dermatoptique, plus banale. Ces deux fonctions différentes se retrouvent chez les Oiseaux. Je n'ai pas eu le temps de faire dans mon rapport ce parallèle entre les Oiseaux et des Inférieurs. Mais j'espérais fermement que M. Viaud attirerait, dans la discussion, notre attention sur ce point.

M. FONTAINE. — A propos des différences spécifiques de réponse des gonades à la lumière, qui viennent d'être soulignées par MM. Benoit et Grassé dans le monde avien, je rappelle qu'on peut étendre ces constatations au monde des Poissons.

La maturation des gonades de la majorité des espèces de Téléostéens d'eau douce s'effectue au moment de l'allongement de la durée d'illumination (au printemps). Au contraire, chez les Salmonidés, cette maturation s'effectue lors de la diminution de la durée d'illumination (automne). C'est là un exemple de réponse endocrine à un facteur externe manifestement lié aux gènes. Mais il reste à analyser le mécanisme physiologique de cette différence génétique.

J. BENOIT. — Il y aurait également intérêt à interroger des êtres beaucoup plus éloignés encore des Oiseaux : les Végétaux. Car les connaissances chez ces derniers, sont sur certains points, plus avancées que celles que les animaux ont jusqu'ici permis de préciser. Certaines plantes sont stimulées par la lumière, d'autres par l'obscurité et il semble que deux substances chimiques différentes interviennent dans ces deux conditions.

K. LORENZ. — Ich möchte darauf hinweisen, dass bei vielen Vögeln die Entscheidung der Frage, ob ein Individuum das männliche oder das weibliche Inventor geschlechtlicher Verhaltensweisen beobachten lässt, ausschliesslich von dem Rangordnungsverhältnis abhängt, in dem das Tier zu seinem Geschlechtspartner steht. A. A. Allen hat dies zuerst für amerikanische Tetraoniden nachgewiesen. Dohlen, Kolkraben, Tauben und viele andere verhalten sich ebenso. Alle diese Vögel reagieren als ♀, wenn sie mit einem dominierenden Partner gepaart werden und als ♂, wenn dieser untergeordnet ist. Die einzige unmittelbar an das Vorhandensein ♂ oder ♀ Geschlechtsdrüsen gebundene Verhaltensweise besteht darin, dass ♀♀ bei genügendem Angebot verschiedenrangiger potentieller Geschlechtspartner stets übergeordnete, ♂♂ aber untergeordnete Artgenossen wählen. Dass hierbei die Hormonlage nicht von ausschlaggebender Bedeutung ist, geht aus mehreren Tatsachen hervor. 1. legen bei Tauben und Dohlen die übergeordneten Partner von ♀♀ Paaren gleichzeitig mit ihren untergeordneten Partnerinnen Eier, wiewohl sie sich im übrigen in jeder Hinsicht als ♂ verhalten. Bei Tauben merkt man regelmässig erst dann, dass man es mit einem Weibchenpaar zu tun hat, wenn 4 statt 2 Eier im Nest liegen. Ausserdem habe ich bei Dohlen und bei Kolkraben Fälle erlebt, in denen ein Vogel gleichzeitig geschlechtliche Beziehungen zu einem übergeordneten und zu einem untergeordneten Partner unterhielt und in kurzen Zeitabständen männliches oder weibliches Verhalten zeigte. Ich möchte in Paranthese darauf hinweisen, welch weitgehende Analogien diese Phänomene zu jenem Verhalten der Gameten isogametischer Algen zeigt, das Max Hartmann als relative Sexualität bezeichnet hat.

Im allgemeinen finden sich die beschriebenen Verhältnisse bei Vögeln mit geringem morphologischem Sexualdimorphismus. Bei stark sexuelldimorphen Arten, wie z. B. bei Fasanen, kann zwar das ♀ beim Fehlen eines dominanten Partners gewisse männliche Verhaltensweisen zeigen, nicht aber das ♂ im Prachtkleid weibliche. Dominante Haushennen mit normalen Ovarien vollführen die Flügelparade und treten häufig, krähen aber, soviel ich gesehen habe, niemals, im interessanten Gegensatz zu kastrierten und hormonbehandelten Tieren.

Sehr rätselhaft sind mir nach den von Herrn Prof. Benoit mitgeteilten Ergebnissen die Verhältnisse beim Nachtreiher und zwar deshalb, weil bei diesen territorialen Tieren ein eigentliches Rangordnungsverhältnis zur Zeit der Paarbildung nicht besteht. (Es mag etwas verwirrend wirken, dass der Nachtreiher das einzige Tier ist, dessen Paarbildung ziemlich genau dem entspricht, was ich 1935 als den Cichlidentypus bezeichnet habe, während alle bisher genau untersuchten Cichliden wegen ausgesprochener Dominanz der ♂♂ nicht dazu zu rechnen sind.) Deshalb hätte ich erwartet, dass gerade beim Nachtreiher die Entscheidung zwischen dem männlichen und dem weiblichen Verhaltensinventar unmittelbar hormonbestimmt sei.

M. BENOIT. — Il semble donc bien que les phénomènes nerveux, psychiques parfois l'emportent sur les phénomènes hormoniques et que certains actes du comportement sexuel relèvent essentiellement des premiers.

T.C. SCHNEIRLA. — With reference to Prof. Viaud's remarks on dermatoptic or nonvisual reactions to light, it seems important to note that such mechanisms are not in frequently involved rather basically in determining an animal's biotope. This is evidently the case in the American species of doryline ants, with respects to wether a particular species is terrestrial or subterranean in its nesting and raiding activities. I have carried out some simple laboratory tests with single lots of 20 workers representing each of several species through the range, from the most terrestrial (e. g., *Eciton burchelli*) to the most subterranean *(Eciton coecum)*, prepared for the test with their eyes covered by a ligt-impermeable coating of shellac and lamp-black, and placed in an arena entirely exposed to bright light except for two darkened corners, these ants show some interesting differences in their reactions. Workers of the terrestrial species are least excited, as indicated especially by the occurence of quick circling movements, and at the end of 10 minutes relatively few of them are in the dark, whereas workers of the subterranean species are clearly more excited from the start, and many more of them are in the dark corners after 10 minutes. Now itis interesting that Werringloer (*Z. wiss. Zool. A* 1932), in a thoroughgoing histological study of the lateral eyes of these ants and their nerve supply to the brain, found the terrestrial species with the best developed eyes (lateral ocelli), having most pigmentation and most nerve fibers in the series, whereas subterranean species (and *oppocecum* particulary), had the smallest eyes with least pigmentation and fewest nerve fibers. Presumably the terrestrial species are best equiped for reacting to light and related radiation, — and indeed I have found (*J. Comp. psychol.* 1932) that a generalized excitatory effect of light is a fundamental factor in their diurnal activity rhythm. But whatever effect accounts for their capacity to carry out their life activities above the surface evidently does not concern vision. It is rather the evidently limited development in these ants of a general non-visual light sensitivy, a sensitivy which is apparently much better developed in the subterranean species, which accounts for the largely sub-surface life of the latter.

Now with respect to what has been said by Prof. Viaud and Prof. Benassy a little while ago, I believe it is very important to attempt a better distinction between tropistic or taxis reactions to light or other stimulation, the reactions of more « automatic » types, governed by the spatial position and energy effect of the stimulus, and reactions which depend upon the kind of stimulating situation or object involved. In my opinion, too wide a use of the term « perception » for all classes of reaction to stimulus effects, in any part of the phyletic series, has tended to hide from us some no doubt very important differences in the sensory adjustments of animals. The term « perception » is of course difficult to define, but to a psychologist it suggests more than an automatic, forced reaction, — rather, some measure of ability on the animal's part to cope with the object in terms of its experiences nature. I shall touch on this question in my own paper —.

P. BÉNASSY. — Je me demande si la psychologie humaine (je regrette que M. Piéron ne soit pas ici pour répondre avec plus de compétence à cette question) ne nous fournit pas un moyen de résoudre certaines des difficultés auxquelles fait allusion M. Schneirla. Vous savez qu'elle insiste actuellement sur le côté actif, anticipation de la perception. La perception est toujours vécue en préparation à l'action. L'action que le sujet a en vue modifie la perception qui va suivre. Il se pourrait donc qu'on puisse mieux préciser la distinction faite par M. VIAUD entre agents physiques et agents de perception, non pas en considérant l'organisme, mais en considérant le milieu et l'action de l'organisme par rapport au milieu. Se pourrait-il qu'il s'agisse dans le cas des agents physiques, de réponse en direction de, de réponse vers une zone, et dans le cas des agents de perception de réponse précise en direction d'un certain point localisé dans l'espace?

G. VIAUD. — Je suis heureux d'entendre M. Schneirla nous apporter des faits précis montrant l'existence d'une sensibilité dermatoptique vraie chez les Fourmis. Sir John Lubbock avait observé autrefois que les Fourmis sont très sensibles à l'ultra-violet, mais il pensait qu'il s'agissait d'un mode de sensibilité visuelle. Si les Fourmis ont une sensibilité dermatoptique, il est très vraisemblable que la réception de l'ultra-violet se fait principalement, sinon exclusivement, par les téguments cutanés.

M. Schneirla déplore que l'on confonde sous le terme *perception* la *réception* de l'agent et la *représentation* de signes ou d'objets (représentation au sens alle-

mand de *Vorstellung*). Je suis tout à fait d'accord avec lui, mais je ferai remarquer que, si cette confusion est faite communément en langue anglaise, nous avons pris, en Français, l'habitude de distinguer soigneusement entre la réception, fonction sensorielle, et la perception, fonction cognitive ou d'élaboration.

P. BÉNASSY. — J'admets parfaitement les arguments de M. Viaud. Cependant, le terme de représentation me paraît imprécis. Il implique qu'il s'agit d'une présentation à nouveau, qu'il s'agit donc d'un phénomène de mémoire, et qu'il faille donc dans les comportements innés invoquer une mémoire de l'espèce.

J. BENOIT. — Il apparaît bien, en effet, que en accomplissant son action gonadostimulante, la lumière ne doit susciter aucune représentation « visuelle » particulière chez l'Oiseau, puisque la fonction qui s'exerce alors et qui se joue dans la rétine comme dans l'hypothalamus, est une fonction non visuelle.

M. KLEIN. — Je suis impressionné par l'allusion que M. Benoit vient de faire à la sensibilité des différents centres nerveux à la stimulation de la lumière. L'avenir montrera si cette donnée s'applique à d'autres espèces que le Canard domestique. Chez certains Mammifères, la rétine paraît essentielle pour la réception des stimulations lumineuses qui se répercutent finalement sur les gonades (travaux de Thomson sur le Furet). Nos connaissances sur la physiologie de la rétine sont en pleine évolution (voir par exemple les travaux de Karli sur la vision chez des Souris privées de cônes et de bâtonnets). Il est probable que d'ici peu d'années, toutes nos interprétations des fonctions de la rétine seront changées.

T.C. SCHNEIRLA. — I don't know what the organic effect of the light was in the case of the temporarily blinded dorzline ants, except that it was probably exerted through the exoskeleton and evidently not the eyes. The hypothesis of a direct irritation of nervous tissues be light thus transmitted seems to be worth considering.

Now, in regard to some of the remarks of Prof. Viaud, it seems desirable not only to consider the complexity of neural organisation to a response as against the pattern, qualitative nature, or kind of nervous organisation. Admittedly this is a tricky point on which comparative evidence is largely wanting. Still I think we are able to distinguish theoritically between a lower arthropod's movement toward one light of a particular « hue » rather than a different one, depending not upon position but upon which light has had food given with it previously.

Finally, I do believe we have to use caution in describing an animal's initial reaction to what we call its « species mate ». There are too many known cases in which such reactions have been found to depend on specific, discrete effects such as odors, and too many other cases in which the effect is suspected (to be visual, for example) but not really pinned down experimentally, to warrant our generalizing about what the animal « perceives » in such cases.

H. HEDIGER. — Im Zusammenhang mit den mehrfach erwähnten Beispielen von Beeinflussung der sozialen Stellung durch Injektion von Hormonen sei kurz daran erinnert, dass es auch ausserhalb der Experimentalsituation diesen Wechsel in der sozialen Hierarchie gibt auf Grund eines völlig natürlichen hormonalen Geschehens: Jerkos und seine Mitarbeiter (Orange Park) haben gezeigt, dass beim Schimpanse das ♀ dem ♂ überlegen ist während der (weiblichen) Brunst. In der Lutealphase aber ist das ♀ dem ♂ sozial unterlegen.

J. BENOIT. — Nous revenons encore à la même notion, que souvent, dans le comportement sexuel, les facteurs nerveux semblent avoir le pas sur les fonctions hormoniques.

K. LORENZ. — Die Wechselwirkung zwischen Hormon und sozialer Dominanz kann sich auch in umgekehrter Richtung abspielen. A. A. Allen hat gezeigt, dass die rangtiefsten Tiere in einer Männchenschar des amerikanischen Waldhuhnes sehr kleine Testikel behielten und gar nicht in volle Brunst kamen.

M. FONTAINE. — M. Benoit nous a montré les variations considérables de volume des testicules d'un Oiseau au cours du cycle annuel. A-t-on constaté des différences dans l'intensité de ces variations entre race domestique et race sauvage d'une même espèce?

J. BENOIT. — J'ignore les différences qui peuvent exister entre les tailles que peuvent atteindre les glandes génitales des races domestiques et sauvages d'une même espèce. Mais il ne serait pas étonnant qu'il en existe. En effet l'action gonadostimulante de la lumière est complexe et les individus y répondent d'une manière très variable, qu'il s'agisse d'un même individu à différents moments de son cycle sexuel ou qu'il s'agisse de différentes espèces d'Oiseaux. Dans le premier cas: si la lumière est stimulante chez les sujets jeunes ou chez les adultes au début de leur reprise sexuelle, elle devient gonado-inhibitrice un peu plus tard: le mécanisme hypothalamo-hypophysaire semble se fatiguer et devient « réfractaire » à la lumière. En ce qui concerne des espèces différentes, leur sensibilité à la lumière varie beaucoup de l'une à l'autre. Si la plupart des espèces répondent positivement à la lumière, d'autres espèces, comme la Perruche ondulée, étudiée par Vaugien, répondent en sens contraire: c'est à l'obscurité que les gonades se développent et à la lumière qu'elles régressent. Sur la base de ces variations, fondées sur des différences héréditaires, on peut donc s'attendre à ce qu'il puisse y avoir des différences de développement des gonades entre des races domestiques et sauvages.

J. HALDANE. — 1. Je ne crois pas que l'on ait le droit de dire que le comportement sexuel des animaux en général dépend de leurs hormones. Chez les Insectes, les hormones sexuelles, si elles existent, n'ont pas une grande influence sur le comportement. C'est même assez ridicule de voir un intersexué de

Drosophila, à tête mâle et abdomen femelle, faire la cour à un mâle. Je ne conteste pas la thèse de M. Benoit en ce qui concerne les Vertébrés.

2. Si l'on veut comparer le comportement des Oiseaux avec celui des autres Vertébrés, on doit se souvenir qu'ils volent et qu'ils sont instables du point de vue aérodynamique. Or le vol d'un avion instable exige les réactions à peu près à tous les instants. L'Oiseau n'a pas le temps de réfléchir. Comme pilote d'avion instable, il doit vivre dans le présent.

J. BENOIT. — Le problème des Insectes serait en effet très intéressant à discuter de ce point de vue. Mais que sait-on de l'action possible, chez eux, des hormones sur le comportement?

Je n'ai pas envisagé, dans mon rapport, le problème du vol des Oiseaux, qui ne concernait pas directement le sujet que je devais traiter.

K. LORENZ. — Ich glaube, Herr Prof. Haldane übersieht, dass v. Holst völlig eindeutig nachgewiesen hat, dass Vögel im allgemeinen keine labilen, sondern durchaus stabile Flugmaschinen sind, was Holst übrigens auch durch seine künstlichen Vögel unter Beweis gestellt hat, die ja selbstverständlich keine Statoreceptoren besitzen und dennoch aus buchstäblich jeder Lage ins Gleichgewicht zurückpendeln. Auch Labyrinthgestörte, ja sogar decerebrierte Tauben, die nicht mehr auf den Füssen zu stehen vermögen, können noch stabil fliegen.

Dies schliesst natürlich nicht aus, dass fliegende Vögel ihre Statoreceptoren ebenso wohl wie Kompensationsbewegungen beim Fliegen besitzen, worüber einem die unmittelbare Beobachtung eines Milans (engl. Kite) oder eines Geiers belehrt.

J. HALDANE. — Je suis peut-être en erreur. Mais M. Lorenz me pardonnera si je m'appuie sur les données de mon collègue J. Maynard Smith (Evolution, 1952) qui a au moins dessiné des avions pendant 5 ans avant de devenir biologiste. Au point de vue aérodynamique, les Oiseaux sont instables. Du point de vue biologique, ils le sont aussi.

VIII

THE FUNCTION AND CAUSATION OF COURTSHIP CEREMONIES

by

DESMOND MORRIS

(Oxford)

I. — *INTRODUCTION*

Fifty years ago the « love-play » of animals was usually described simply as « comical ». Since that time, with the rapid growth of Comparative Ethology in Europe, the subject of courtship display has been more seriously analysed and many of the problems which it poses have been solved. Much still remains to be done, it is true, but already a number of general principles can be formulated, and these can be supported by an ever-widening range of facts.

Before going any farther, it is essential that I should provide a definition of the word « courtship ». Courtship is *the heterosexual reproductive communication system leading up to the consummatory sexual act.* I am therefore using the term to include both pair-formation behaviour and pre-copulatory behaviour. The reasons for this will become clear later.

The first great step made by the ethologists, in the study of this and other problems, was the compiling of accurate ethograms. They began to tabulate minutely the elements of the behaviour patterns of animals and, amazingly enough, thus provided the first behaviour descriptions precise enough to stand comparison with the structural descriptions of comparative anatomists. (For years a spine had been something more than just a spine, but now, for the first time, a jump was something more than just a jump).

Since display actions had been the worst described of all activities previously, this new attention to descriptive detail naturally was most effective in this realm of behaviour. The first really important formulation concerning signal movements, postures and structures, was Lorenz's (1935, 1937) Releaser concept, which is now too well known to warrant discussion

Drosophila, à tête mâle et abdomen femelle, faire la cour à un mâle. Je ne conteste pas la thèse de M. Benoit en ce qui concerne les Vertébrés.

2. Si l'on veut comparer le comportement des Oiseaux avec celui des autres Vertébrés, on doit se souvenir qu'ils volent et qu'ils sont instables du point de vue aérodynamique. Or le vol d'un avion instable exige les réactions à peu près à tous les instants. L'Oiseau n'a pas le temps de réfléchir. Comme pilote d'avion instable, il doit vivre dans le présent.

J. BENOIT. — Le problème des Insectes serait en effet très intéressant à discuter de ce point de vue. Mais que sait-on de l'action possible, chez eux, des hormones sur le comportement?

Je n'ai pas envisagé, dans mon rapport, le problème du vol des Oiseaux, qui ne concernait pas directement le sujet que je devais traiter.

K. LORENZ. — Ich glaube, Herr Prof. Haldane übersieht, dass v. Holst völlig eindeutig nachgewiesen hat, dass Vögel im allgemeinen keine labilen, sondern durchaus stabile Flugmaschinen sind, was Holst übrigens auch durch seine künstlichen Vögel unter Beweis gestellt hat, die ja selbstverständlich keine Statoreceptoren besitzen und dennoch aus buchstäblich jeder Lage ins Gleichgewicht zurückpendeln. Auch Labyrinthgestörte, ja sogar decerebrierte Tauben, die nicht mehr auf den Füssen zu stehen vermögen, können noch stabil fliegen.

Dies schliesst natürlich nicht aus, dass fliegende Vögel ihre Statoreceptoren ebenso wohl wie Kompensationsbewegungen beim Fliegen besitzen, worüber einem die unmittelbare Beobachtung eines Milans (engl. Kite) oder eines Geiers belehrt.

J. HALDANE. — Je suis peut-être en erreur. Mais M. Lorenz me pardonnera si je m'appuie sur les données de mon collègue J. Maynard Smith (Evolution, 1952) qui a au moins dessiné des avions pendant 5 ans avant de devenir biologiste. Au point de vue aérodynamique, les Oiseaux sont instables. Du point de vue biologique, ils le sont aussi.

VIII

THE FUNCTION AND CAUSATION OF COURTSHIP CEREMONIES

by

DESMOND MORRIS

(Oxford)

I. — *INTRODUCTION*

Fifty years ago the « love-play » of animals was usually described simply as « comical ». Since that time, with the rapid growth of Comparative Ethology in Europe, the subject of courtship display has been more seriously analysed and many of the problems which it poses have been solved. Much still remains to be done, it is true, but already a number of general principles can be formulated, and these can be supported by an ever-widening range of facts.

Before going any farther, it is essential that I should provide a definition of the word « courtship ». Courtship is *the heterosexual reproductive communication system leading up to the consummatory sexual act.* I am therefore using the term to include both pair-formation behaviour and pre-copulatory behaviour. The reasons for this will become clear later.

The first great step made by the ethologists, in the study of this and other problems, was the compiling of accurate ethograms. They began to tabulate minutely the elements of the behaviour patterns of animals and, amazingly enough, thus provided the first behaviour descriptions precise enough to stand comparison with the structural descriptions of comparative anatomists. (For years a spine had been something more than just a spine, but now, for the first time, a jump was something more than just a jump).

Since display actions had been the worst described of all activities previously, this new attention to descriptive detail naturally was most effective in this realm of behaviour. The first really important formulation concerning signal movements, postures and structures, was Lorenz's (1935, 1937) Releaser concept, which is now too well known to warrant discussion

here. Later, Tinbergen, (1942, 1948 ; with Kuenen, 1939 ; with Perdeck, 1950) developed the releaser concept experimentally, and this same authors work on the behaviour of animals when thwarted, or in conflict situations, (1940, 1952 *a* ; with van Iersel, 1947), led him to an analysis of the causation of courtship displays (1953 *a*).

But firstly, the functional aspects of the problem must be considered.

II. — *THE FUNCTION OF COURTSHIP*

There are several very good reasons why courtship displays should not exist at all. Firstly, they render the animal performing them conspicuous, and therefore may attract predators. Secondly, they are usually performed with such intensity that they not only attract predators, but also claim the attention of the displaying animal to such a degree as to make it particularly vulnerable to attack from the predators. Thirdly, they may involve the expenditure of a considerable amount of time and energy without being « mechanically effective » in any way.

These displays must therefore be of considerable advantage, if they are to outweigh such disadvantages.

Initial observations of courtship make it quite clear that the displays involved serve the function of releasing sexual responses in the mate ; but it may be argued that this effect could, theoretically, be obtained by the simpler expedient of responding purely to the presence of the opposite sex, under special conditions of light, temperature, humidity, and so forth. Yet, despite this, courtship displays are frequently very complex and elaborate.

However, there are other functions of display, which could not be served so easily in a more simple manner. Firstly, there are certain types of display which are primarily concerned with *finding* a mate. Secondly, the animal must make absolutely sure that it has found a mate of the *correct species*. Thirdly, it has to *arouse* the mate sexually, and the arousal of the male and female must be perfectly *synchronised*. For many species these problems cannot be solved without resort to the complicated communication system which we call courtship. But these various functions must be discussed one by one.

Attracting a mate is often a problem for a species, even though it possesses special responses to change of day-length, temperature, and so forth. For these responses may lead it to a suitable breeding area, but within this area the problem of finding a mate may still be difficult. Many different auditory and chemical, as well as visual displays have been evolved which help with this problem; bird song and mammalian scent, for example. Fish (with which I am mainly concerned in the present paper) commonly show two types of attraction display. Firstly, many species change their mode of swimming when in possession of a reproductive territory. Sticklebacks

perform jerkswimming, which consists of a forward progression of quick darts, interspersed with sudden pauses. They patrol their territories in this way, and there can be little doubt that it adds to their conspicuousness. Secondly, certain species of fish, in common with many other types of animal, adopt a breeding dress which contrasts strongly with their background. Sticklebacks, which are usually cryptically countershaded, reverse this countershading when in sexual condition.

These *attraction displays*, which operate from a distance, serve to bring the sexes together, and it might be argued that now, after responding to one

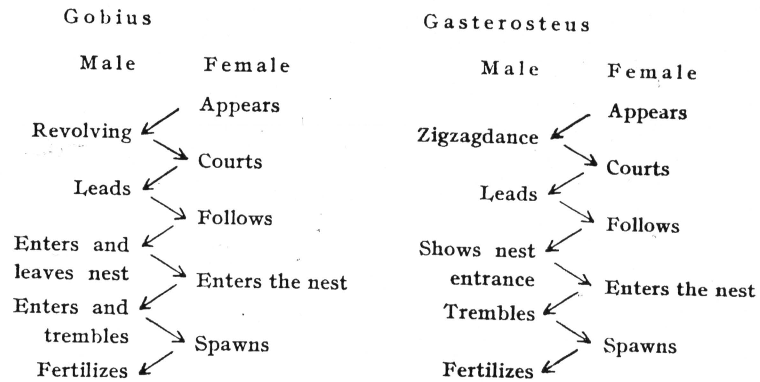


FIG. 1. — The courtship reaction-chains of a Goby *(Gobius microps)* and a Stickleback. (From NYMAN). For explanation, see text.

another's specific attraction signals, nothing stands in the way of mating. Yet there is still more ceremony to come. For, having made contact with a potential mate, it is essential to make absolutely sure that it is the correct mate, and not a mate of a closely related species, or a species which is accidentally similar for some reason. This problem is solved in a number of species by the possession of a complex courtship reaction chain. Fig. 1 shows two such chains, for a Goby (studied by Nyman, 1953) and the now well-known case of the Three-spined Stickleback (studied by Tinbergen, 1942). Each reaction is the releaser for the next action of the opposite sex. In this way a series of responses and stimuli, which, taken singly are comparatively simple and might be mistaken, together form an intricate system which is the height of specificity and acts as a very efficient isolating mechanism preventing hybridisation.

The case of the courtship of the Ten-spined (fig. 2) and Three-spined Sticklebacks may be given as an example. These two species often occur together in the wild and they have been hybridised artificially by Leiner (1940). The sexual stimuli provided by the females of both species are — in this instance — very similar (a head-up posture and a silvery swollen belly). Strongly motivated males will court ripe females of either species,

but females will only respond to courting males of their own species. Not only do the males of the two species possess different breeding colours (Three-

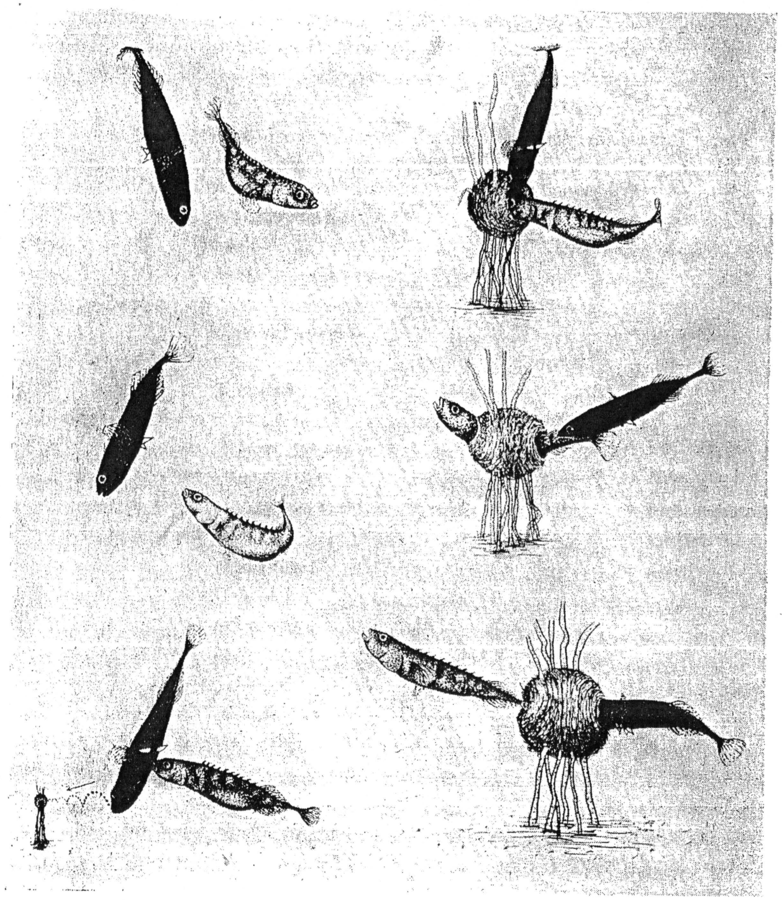


FIG. 2. — The courtship of the Ten-spined Stickleback *(Pygosteus pungitius)*. *a*, The male dances to the female, *b*, The female turns towards the male and the latter dances away from her. *c*, The male leads the female to the nest, *d*, The male shows the nest entrance to the female and the latter noses into it. *e*, The female enters the nest and the male shivers his snout on her tail, *f*, The female, having laid her eggs in the nest-tunnel, leaves by the exit and the male is about to pass through the nest and fertilise the eggs. (After MORRIS).

spined : Red; Ten-spined : Black), but the methods of dancing, leading to the nest, and showing the nest entrance are also different. If a female was strongly motivated enough to accept the wrong colour, she would then have

to accept the wrong dance, then the wrong type of leading, and then the wrong type of entrance-showing, before she could get into the wrong nest to lay her eggs. Each additional barrier makes it more unlikely that hybridisation will occur.

A detailed study of a courtship reaction chain, which I have made in

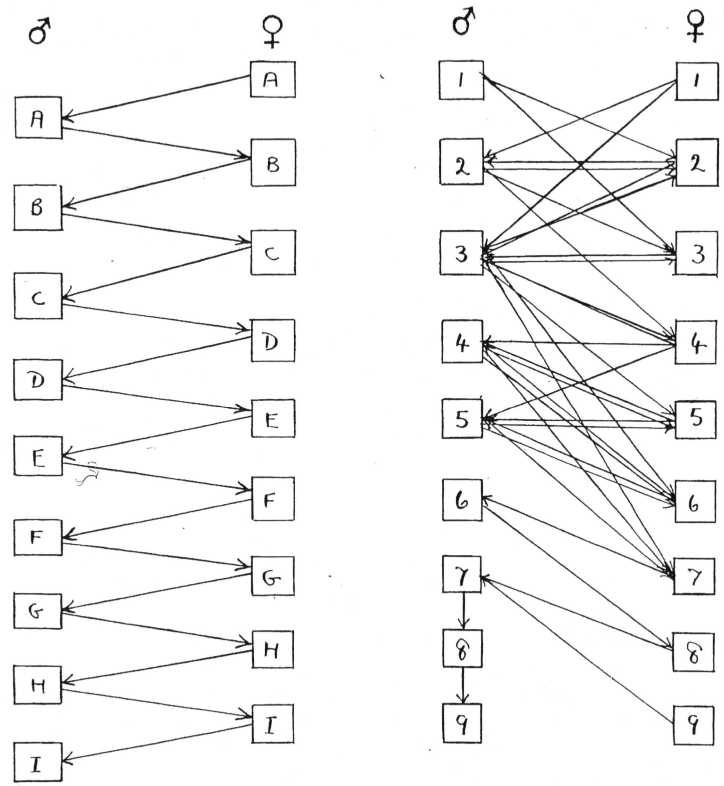


FIG. 3. — On the left, is a hypothetical « classical » version of the nine stage courtship reaction chain of the Ten-spined Stickleback, in which each action releases only one reaction in the opposite sex. On the right, is the much more complex picture of what actually happens. It will be seen that a number of the actions in the courtship sequence can both release, or be released by, several actions of the opposite sex. This is more clearly demonstrated in fig. 4.

the case of the Ten-spined Stickleback, helps to illustrate the isolating function of such a chain even more clearly. The classical picture of a reaction chain, such as that shown in figure 1 for the Three-spined Stickleback is an idealised version of what actually happens. That picture gives the idea that each action releases only *one* particular reaction in the opposite sex. This is not the case. (fig. 3). shows two pictures of the courtship reaction chain of the

Ten-spined Stickleback. On the left is the « classical » version of this chain, and on the right is what really occurs. The right hand picture is so confused that a new type of diagram has to be employed (see fig. 4). This reveals the difference more clearly. It shows that each reaction of the male can be released by several actions of the female and vice versa. One of these actions is always the typical one and from these typical releasing actions, the ideal type of diagram is constructed. It will be noticed that the atypical releasing

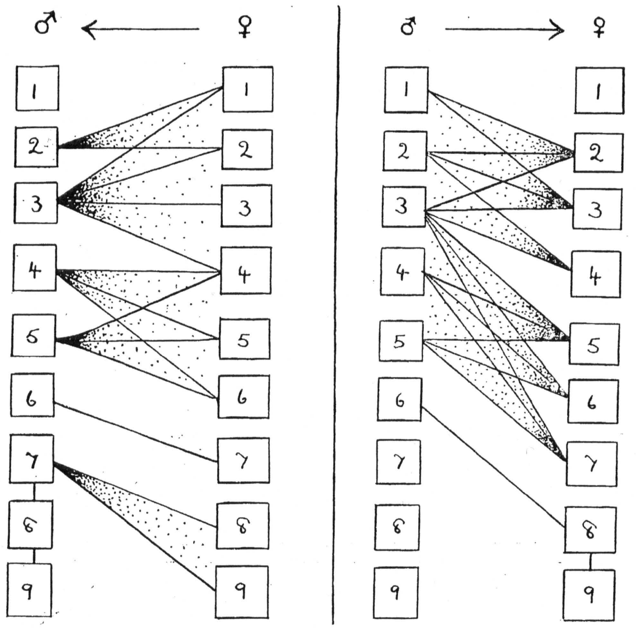


FIG. 4. — Revised reaction-sequence diagrams. On the left, the actions of the female which are observed to release each of the reactions of the male are shown. On the right, the actions of the male which release each of the reactions of the female are shown. It will be noticed that most reactions can be released by several actions of the opposite sex and that the latter are grouped together in a courtship sequence.

actions are always grouped around the typical one, in the courtship sequence. In other words, there is an overlap at each stage of the courtship sequence. This is best shown by figure 5. Such an overlap means that the courtship releasers in the chain are not *absolutely* indispensible for their particular responses. But it will be noticed that an atypical releasing action is never more than two stages away from the typical one in question, and since the whole courtship sequence consists of nine stages, the overlap is never likely to have any detrimental effect. If the courtship sequence was somewhat shorter, with fewer stages, the chances of hybridisation would be slightly increased.

Courtship sequences get out of phase when one partner is much more strongly motivated sexually than the other. If, in the stickleback case, a female was excessively ripe, she might be prepared to by-pass certain stages of the courtship, but the nine stage ceremony will never permit her to provide a male of the wrong species with eggs. If the classical picture of a

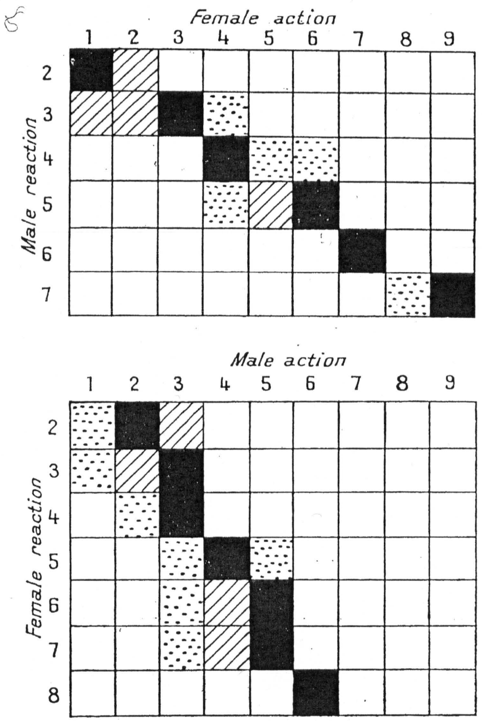


FIG. 5. — An alternative presentation of reaction-sequence data. Here, where an action *typically* releases a reaction, a black square is shown. Where it *occasionally* does so, a shaded square is shown. Where it *rarely* does so, a stipled square is shown. From these diagrams, the stimulus-response « overlap », which exists at most stages of the courtship, can be clearly seen.

reaction-chain was really true, and each stage could only be released by the one preceding, then far fewer stages would be quite efficient.

This brings me to the third, and possibly the most important, function of courtship, namely the arousal of the sex drive of the mate, and the synchronisation of the arousal of the male and female in time. A rough synchronisation will already have been carried out by factors such as light and temperature, but split-second timing is often necessary for successful copulation.

As I mentioned above it often happens that the male and female are not at the same level of sexual motivation at the beginning of a courtship. Often a male has to keep on repeating one stage of his courtship before the female will respond and he can go on to the next stage. Sometimes, the female is the more strongly aroused, and in the Ten-spined Stickleback, if the male is not ready to lead her to the nest, he proceeds to lead her around and around

the water-weeds, all the time carefully avoiding the nest-site. Finally, when he is sufficiently aroused, he takes her to the nest.

I have attempted to analyse the arousal effect of the courtship of the Ten-spined Stickleback quantitatively. It is impossible to discuss this in detail here, but I will briefly mention some of the methods used. In the first place, there are two basic types of arousal : absolute or direct arousal on the one hand, and relative or indirect arousal on the other. The first is the more difficult to demonstrate, since it is necessary to show that there has been an increase in sexual responsiveness during the courtship, independent of a change in any other tendencies. Indirect arousal is much easier to investigate and I have been able to demonstrate it in a number of ways.

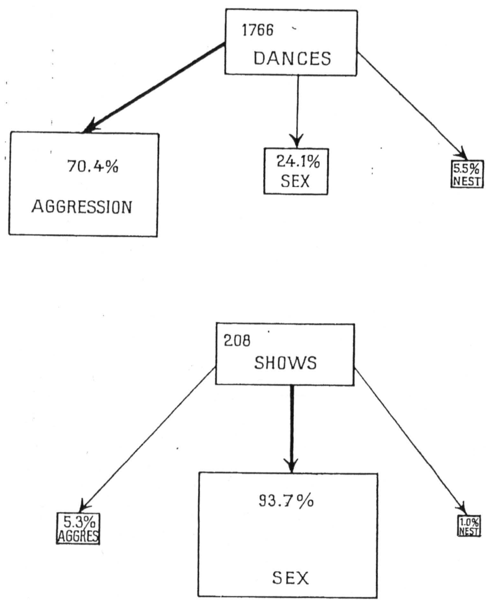


Fig. 6. — For explanation see text.

It is becoming increasingly clear that courtship does not only involve a single, namely *sexual*, tendency, but also the tendencies to *attack* and to *flee* from the sexual partner. More will be said about this later, when the causal aspects of the problem are discussed, and it will suffice here to say simply that one of the principle functions of courtship is the suppression of the attack and fleeing tendencies in the sexual partners. In the case of the Stickleback, the male repeatedly bites the female during courtship, and the female repeatedly flees from the male. It is possible to show in a number of ways that, as the courtship proceeds, so the tendency of the male to attack the female decreases and the tendency to behave sexually increases. Here are some of the methods which I have used :

1. A male in sexual condition and in possession of a nest is presented with a female whose belly is swollen with eggs, for a set observation period (usually thirty minutes). Using a certain section of my records I can say that, for a total observation time of 35 hours and 40 minutes, the males in question performed altogether 1766 dances, 208 showing-the-nest-entrance ceremonies, 61 shiverings on the tails of the females, and 14 fertilisations. (It will be noticed that I have simplified the courtship sequence from nine down

to four basic stages here, but this is unimportant for the present purpose. Furthermore I am only going to discuss the first two of these four now.) In figure 6 I have shown the 1766 different actions which the males performed immediately after the 1766 dances, and also the 208 different actions which followed the 208 showing ceremonies. These are expressed as percentages and comprise the following : 70.4 per cent of the dances were followed by an aggressive action ; 24.1 per cent were followed by some sexual action ; and 5.5 by nesting actions. This compares with the showing ceremonies in the following way : 5.3 per cent only of the showings were followed by aggression ;

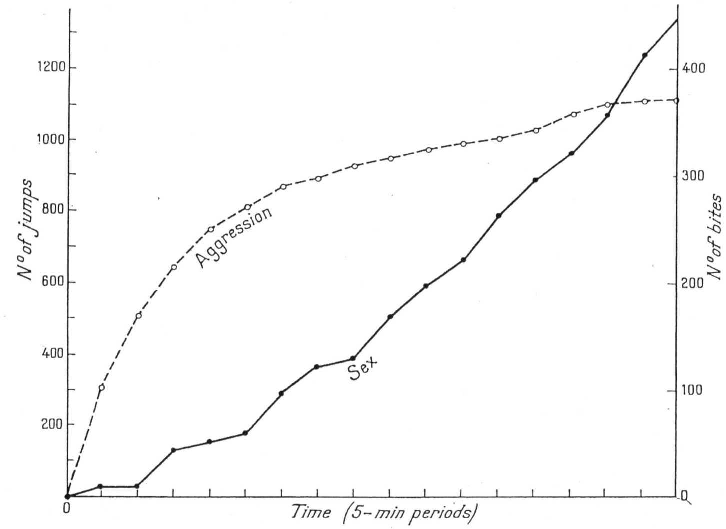


Fig. 7. — The relationship between sex and aggression, in time, in the courtship of the Ten-spined Stickleback.

93.7 percent however were followed by some sexual action ; and 1.0 per cent by nesting actions. (In the present analysis we can ignore the nesting actions.) It is quite clear from this that when a courtship has progressed beyond the dancing stage to the stage of showing-the-nest entrance, it has undergone a shift in the balance between sex and aggression in favour of the former. This shows itself in the form of a great decrease of the chance of a courtship breaking down into an attack, and a correspondingly great increase of it continuing with some further sexual activity.

2. Using the same basic method, of presenting a ripe female to a male, it is possible to show how sexual and aggressive actions by the male vary, in relation to one another, with time. As a particularly good example of this, I have selected a case in which a male was extremely aggressive to the female at the beginning of the courtship (see fig. 7) because, in this instance, the shift, during courtship, from a predominantly aggressive mood to a predo-

minantly sexual mood is demonstrated in an exaggerated form. The sexual tendency here is represented by response accumulation values for the number of dance-jumps performed by the male, and aggression by similar values for the number of times it bit the female.

3. A third method is as follows. If one uses the same kind of data as above, and divides the number of dance-jumps by the number of showing ceremonies, for a given time unit, it is possible to show how much dancing the male had to do to get to the next stage of the courtship (fig. 8). It is

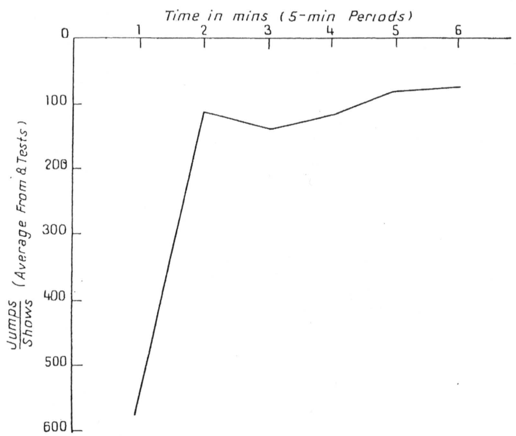


FIG. 8. — Graph to show the increase in success, with time, of the male sticklebacks courtship. For further explanation see text.

clear from this diagram that, as time went on, so the courting male was able to progress to the second basic stage of the courtship more and more easily.

Before passing on to the question of the causation of courtship, I should perhaps summarize what I have said about the problem of function. It can be stated that there are indeed some good reasons for a courtship being prolonged and complicated; for complex courtships not only have releaser functions, but also arousal, synchronisation and species isolation functions. These advantages must, in every species, be weighed against the disadvantages mentioned earlier. Where special display structures are involved, the compromise often takes the form of *transformation displays*, as they may be called, such as rapid colour changes, erection displays, or inflation displays, which ensure that a male, which is conspicuous while courting, may nevertheless be cryptic at other times. Another very general form of compromise is the restriction of bright courtship markings to those areas of the body which are not usually seen by the predators in question.

III. — *THE CAUSATION OF COURTSHIP DISPLAY*

Although arguments have been put forward above to explain the existence of elaborate courtship displays, no suggestion has yet been made as to what determines the exact form of the postures and movements performed. On the basis of what has been said so far, any kind of unique movement, or series of different movements, performed repeatedly to the opposite sex, should suffice, provided the opposite sex responds to them appropriately. But any form of unique movement is not what one observes; for, in all cases that have been analysed so far by ethologists, the *apparently* wildly varied types of display can all be explained on a rather simple causal and derivational basis.

As I have mentioned already, when one watches a courtship in progress, it soon becomes clear that there is present in both sexes a three-point conflict between the incompatible tendencies to flee, attack, and mate. This causal situation, which I have called the FAM conflict, for convenience, will vary in respect of the relative importance of its three components, from species to species, sex to sex, individual to individual, and time to time in the same individual (It is perhaps worth pointing out here that variation between individuals of one sex of the same species seems to be the least marked of these.) Three basic courtship types can be categorised crudely as follows :

fAM TYPE. (In which the animal tends to attack its mate during courtship).
FaM TYPE. (In which the animal tends to flee from its mate during courtship).
faM TYPE. (In which the animal neither flees from, nor attacks, its mate during courtship).

There are, of course, many gradations of courtship type, but nevertheless I feel that even the vastly over-simplified system given here is of some help. For example, in the past, various authors, depending almost entirely on which species they selected for study, interpreted courtship as fundamentally a conflict between, say, attack and sex, or fleeing and sex, or as something simply involving the repeated thwarting of, or perhaps the gradual building up of, the sexual tendency alone. I hope to be able to show that, with the basic concept of the FAM conflict, it is possible to fit all the different causal attitudes to courtship, easily into one framework.

Because a conflict involving three variable tendencies is so complex to analyse, it is naturally a help to be able to begin with a study of only part of it, and this is made possible by the fact that fighting behaviour involves only two of the three tendencies we are concerned with, namely fleeing and attacking.

Tinbergen (1952 *a*, 1953 *b*) has shown that, in fights, the enemy stimulates the two incompatible tendencies to flee and to attack, and that when these two tendencies are more or less in balance, one of two basic types of

conflict reaction occur. At low intensities, Ambivalent Movements or Postures are seen. At higher intensities, Displacement Activities occur. Either of these may act as threat postures and intimidate the rival. I have attempted to represent Tinbergen's threat theory graphically in figure 9. Moynihan (1953) has developed this theory in his work on the Black-headed Gull, and

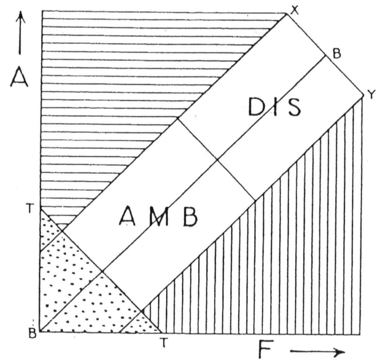


FIG. 9. — A graphical representation of Tinbergen's Threat Theory. *A* and *F* are the attacking and fleeing tendencies; *T-T* is the threshold line below which no response is given: *B-B* is the line of precise balance between the two tendencies: *X-Y* is the width of the threat band, within which a conflict response is given; *AMB* represents the region of low intensity threat, where ambivalent responses are expected; *DIS* represents the region of high intensity, where displacement activities are expected; horizontal shading — actual attack; vertical shading — actual flight.

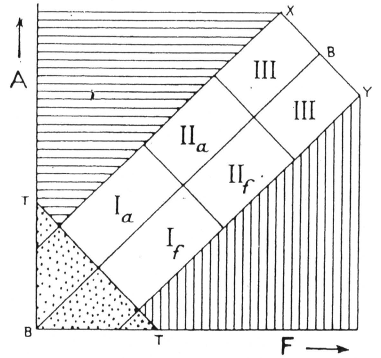


FIG. 10. — A graphical representation of Moynihan's findings concerning the threat-code of the Black-headed Gull. Of the five threat displays, only *III* is a displacement activity, the other four *(Ia, If, IIa,* and *IIf)* being ambivalent responses.

in figure 10. I have presented his results in a similar graphical form. It should be noted that, of the five displays of this Gull, the so-called « Choking » display is the only one which is a displacement activity, and this occurs only at the highest intensities; also, the other four displays can all be thought of as ambivalent postures, thus confirming Tinbergen's theory.

An example of ambivalent movements is the back-and-forth pendulum-fighting of many fish species on their territory boundaries. Here, instead of part of the fish performing one action, whilst another part of it does something else at the same moment, as in ambivalent posturing, the whole fish performs first an intention movement of one action and then quickly performs the intention movement of another. In this way, it rapidly alternates,

— in the case of threat —, between intention movements of attacking and fleeing.

A good example of ambivalent postures are the many types of « lateral-undulation displays » which fish perform, and in which they beat backwards with their pectoral fins and at the same time beat forwards with their tails. Another example is, of course, the simple lateral display which is of such widespread occurrence in fish. Here, the fish takes up a posture which is a compromise between facing towards the enemy and facing away from it.

An example of a displacement activity (see Tinbergen, 1940; 1952 *a*; Armstrong 1950; Bastock, Morris and Moynihan, 1953) (an activity performed « out-of-context », as the result of the activation of two incompatible tendencies or the activation and subsequent thwarting of a single tendency), which occurs in threat behaviour, is the displacement sand-digging of The Three-spined Stickleback described by Tinbergen and van Iersel (1947). When the Stickleback is strongly activated to attack and to escape simultaneously, it does neither, but instead performs the quite irrelevant action of sand-digging, which, it its mechanically effective form is a nest-building activity.

In conflict situations during fighting, therefore, the observer is likely to encounter a number of basic kinds of action, namely, intention movements, ambivalent movements made up of alternating intention movements, ambivalent postures made up of simultaneous intention movements, and displacement activities. It is noticeable that in some instances these are little exaggerated, whereas elsewhere they may be amplified and elaborated, and are playing important roles as ritualised signals.

In instances where a beaten fish cannot escape from a dominant rival for some reason, and its fleeing pattern is thwarted, a submissive response may be given, which may be successful in having an appeasement function. Most submissive actions are the exact opposites of the special threat actions of the species concerned. Fishes which spread their fins to the maximum when threatening, flatten them hard when they are submissive. Fish which present themselves to their rivals broadside-on when threatening, roll over onto their sides when submissive. The Ten-spined Stickleback raises its ventral spines when threatening and its dorsal spines when submissive. Fish which lower their heads when threatening, lower their tails when submissive. Canadian Rock-Bass flatten their pelvic fins against their bodies when threatening, and these fins are then intensely black. When submissive, they raise their pelvic fins fully and these fins are then intensely white.

I have given a number of examples of submissive displays here, because there is some slight disagreement between Lorenz and Tinbergen concerning them. Lorenz (e. g. 1935 and 1952, ch. 12) has suggested that submissive postures consist of the demonstration of a vulnerable part of the body, as indeed they often do, particularly in birds and mammals, where the appeasement ceremony frequently consists of offering the neck to the rival. But Tinbergen and Moynihan (1952) have put forward the idea that offering the vulnerable spot is only, so to speak, an accidental outcome of the fact that

the submission consists of turning away and concealing from the rival the threat or attack structures. When a wolf conceals its teeth from a rival, it automatically offers its neck. When a Black-headed Gull turns away its black threat-mask it automatically offers its neck, and so on. But, whilst I agree entirely with Tinbergen and Moynihan that the submissive gestures are the opposite of the threat postures, I cannot agree with them that it may be taken as a general rule that, « In such cases conspicuous structures are concealed rather than displayed ». This may be true in the case of the Black-headed Gull which simply conceals its black face and red bill when making an appeasement gesture, and shows off only an unmarked neck (see fig. 11).

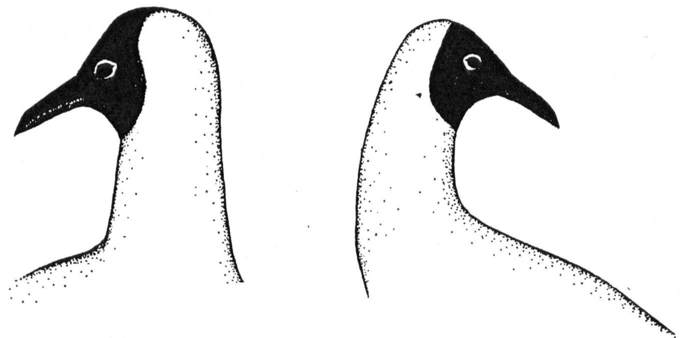


FIG. 11. — Head-flagging in the Black-headed Gull. The birds turn away from one another their black face-masks.

But in the various examples of submissive displays given by fish, which I mentioned above, only a few are simple concealments (eg. the flattening of the fins). In the case of the Rock-Bass, for instance, there is a very positive kind of submission. Also, putting your tail down instead of your head can hardly be thought of as concealment. I suggest therefore that there is only one basic rule which applies to submission in general and that is that submissive gestures are fundamentally the *opposite* of some aspect of the threat repertoire of the particular species.

I have gone into the question of the behaviour associated with fighting in some detail because, as I said earlier, it is intricately involved in, and throws considerable light on, the nature of courtship displays.

Returning to the Ten-spined Stickleback again, it is noticeable that, in the fighting of this species, a dominant, aggressive, male is black in colour and threatens its rivals with a head-down posture in which the fins are erected, the white ventral spines are fully raised and the dorsal spines are flattened.

A weaker male, which has been beaten and is submissive, attempts to appease the dominant male with a broken, cryptic, coloration, a taildown posture, the flattening of all its fins and its ventral spines, and the erection of its dorsal spines. If we now look at the courtship of this species, we find

that the posture of the courting male is almost exactly the same as the posture of the threatening male in an aggressive situation. Also, just as the male was ready to attack the weaker rival, so he is ready to attack the female in courtship. Further, the courting posture of the female is exactly the same as the submissive posture of the weak male in the aggressive situation, and just as, every now and then, a beaten submissive male attempts to flee, so does a female attempt to flee, every now and then, from a courting male.

So far I have only explained the courtship *postures* of this species, and have said nothing about the courtship movements of dancing, showing and shivering, which do not occur in aggressive situations. But, before doing so, it is necessary to make one final point concerning the derivation of the courtship postures. It must be stressed that there are two derivational stages involved. The first is their primary derivation from displacement, ambivalent, or intention movements, in aggressive situations. Next there is their secondary derivation from fighting to courtship situations. For, in combination with different orientations and movements, these postures have become modified and changed both causally and functionally, so that they are now not only motivated sexually, but can also act as sexual stimuli. However, this secondary change is only partial, in a way which will be described later.

We must consider now the courtship movements of the Ten-spined Stickleback, and their causation. From what has been said already, it should not be difficult to understand these movements. The dances of both the Ten and Three-spined Sticklebacks consist of a number of jumps, as previously described. It would involve too much detail to analyse the exact nature of these jumps carefully here. Suffice it to say that basically the dances consist of a series of rhythmically alternating jumps, which have been interpreted by Tinbergen as ambivalent behaviour, involving first an aggressive intention movement towards the female and then a sexual intention movement towards the nest, this being repeated over and over again, often more than a thousand times in half an hour.

When the female follows the male to the nest, the latter begins to fan at the nest entrance (fanning is the parental action which ventilates the eggs) until the female enters. This is, of course, the « showing » ceremony mentioned earlier, and can be thought of as displacement fanning resulting from the male's sexual tendency being aroused by the female's presence at the nest, and then thwarted by her refusal to enter. Once she has entered the nest, the male ceases to fan and begins to shiver his nose on the protruding tail of the female. This shivering also appears to be a modified form of displacement fanning, adapted to produce a tactile effect. A similar causal explanation applies here as before. The female has entered the nest and intensely stimulated the male sexually, but until she lays her eggs and leaves the nest, the male is sexually thwarted, and the result is a displacement activity.

But to return to the FAM concept, it is apparent from what I have

said that the courtship of the male stickleback is predominantly a conflict between aggression and sex. The male repeatedly attacks the female but never flees from her. Why then should I insist on calling it an fAM type of courtship and not simply an AM courtship?

The reason for introducing the concept of a three-point courtship conflict is something more than just an attempt to lump together observations of quite different types of courtship under one rather artificial heading. The explanation is that although the male never flees from the female, the tendency to flee must play a part because otherwise the male would not adopt, during courtship, a posture derived from a THREAT posture. Threat postures have

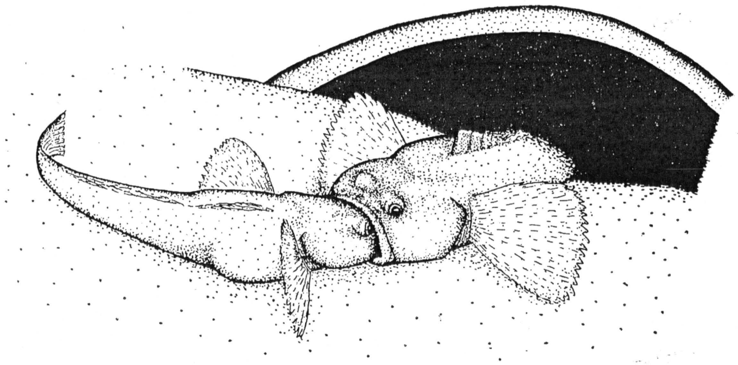


FIG. 12. — fAM-type Courtship. The courtship bite of the male Bullhead *(Cottus gobio)*. The female, if ripe with eggs, responds sexually to the assault of the male, and enters his nest, or allows herself to be carried in by him. (After MORRIS).

already been shown to be the result of a conflict between attacking and fleeing tendencies. A male stickleback that is actually attacking a rival, and is not hesitating about it, keeps in a horizontal posture and does not raise its spines. Only when a male is hesitant and shows some reluctance to attack, does it assume the head-down posture.

Many examples of fAM-type courtships can be found in the literature. The male Bullhead, Cottus gobio (Morris, 1954 *b*), for example, is extremely aggressive to the female, and the courtship often begins by the male swallowing the latter's head in one huge bite (fig. 12). Even in this very aggressive courtship, however, the male does not only attack the female, but also threatens her, thus revealing that his fleeing drive is also activated, if only slightly.

Thus far I have concentrated on the first of the three types of FAM courtship, namely the fAM type. The best examples of the FaM type are furnished by certain passerine birds. Tinbergen (1939), in his analysis of the behaviour of the Snow-bunting, has described how the male repeatedly runs away from the female, displaying as he does so (fig. 13). Many people must have noticed a cock Blackbird displaying to a female in a similar way, — running away from her with his feathers raised, wings drooped, and tail

lowered and fanned. Hinde (1953) has made a detailed analysis of the courtship of the male Chaffinch, which is of the FaM type. In this species, there is a complete change of dominance between the male and female, the former becoming subordinate at the time when copulations occur. In an analysis of the courtship of the Zebra Finch (1954 *a*), I have been able to show how the pivoting dance of the male can be thought of as the result of alternating fleeing and mating intention movements. Each time the male pivots, it



FIG. 13. — FaM-type courtship. The display of the male Snow Bunting, in which repeatedly flees from the female. (After TINBERGEN).

turns away as if to flee from the female, then swings back again towards her and advances a little, then swings away from her again in the opposite lateral direction (see fig. 14).

A third courtship type, namely the faM type, must now be mentioned.

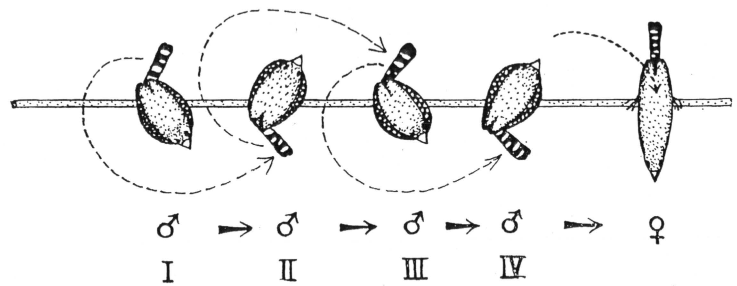


FIG. 14. — FaM-type courtship. The pivot dance of the male Zebra Finch to the female, seen from above. As the male approaches the female, it repeatedly swings away, as if to flee from her. (After MORRIS).

The best example of this is the viviparous Mexican Swordtail (Morris, in preparation). The males of this species do not hold territories, and their social organisation consists of a straight-line hierarchy. Fighting to establish a position in this hierarchy is intense and long threat-battles take place. But despite this the courtship of the male swordtail is almost entirely free from any tendency to attack the female or to flee from her. Admittedly, the species is markedly dimorphic (fig. 15), but then so are the sticklebacks. It seems most likely that it is the lack of territorial behaviour that is the cause of this

(rather rare) type of courtship. Tinbergen (1952 *b*) has suggested that the reason why there is so much aggression in courtship is because the males have to fight one another, and that the females, even when dimorphic, cannot help stimulating the males' aggression slightly. I would like to modify this a little and say that *territorial* males cannot help treating *intruding* females as objects to be attacked as well as courted, because such males respond aggressively primarily to intrusion onto their territories and only secondarily to

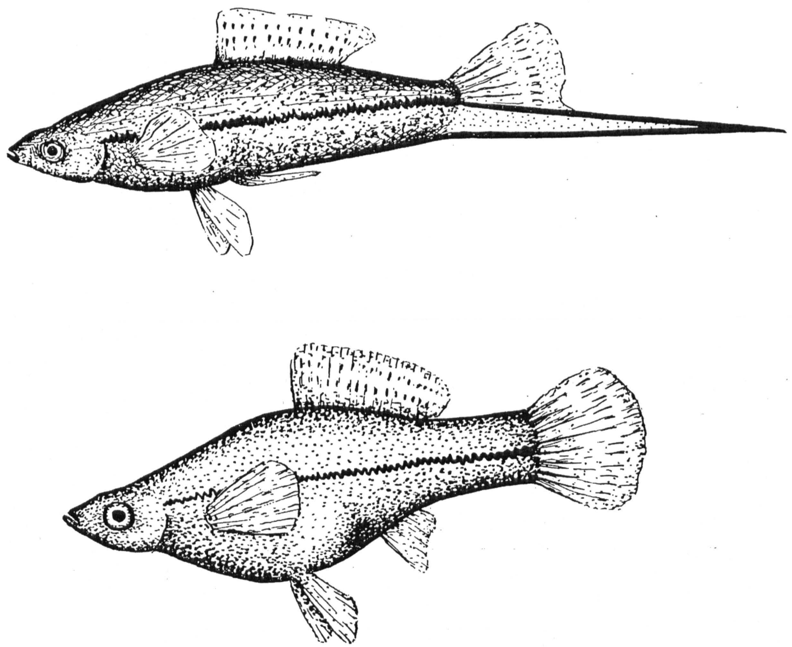


FIG. 15. — Male (above) and female (below) Mexican Swordtail *(Xiphophorus helleri)*, showing the marked sexual dimorphism.

the nature of the intruding object. This would then explain both the stickleback and the swordtail cases.

If the male swordtail never attacks the female, or flees from her during courtship, then there are two questions that must be answered : firstly, why must the courtship be thought of as an faM type instead of simply an M type? and, secondly, what is the causal significance of the elaborate male courtship dance?

Before answering these questions, a brief description of the courtship of this species must be given. The courtship behaviour of the female is simple to describe : if she is unresponsive, she flees from the male and if she is responsive she stays still. But even here there is a problem, for why should the female flee from the approaching male, if the latter never attacks her?

Hediger (1950) has discussed the phenomenon of « individual distance » in animals in some detail, and has shown that in many species, bodily contact is strongly avoided. As far as I know, that applies to almost all species of fish, and certainly does so in the case of the Swordtail. Therefore it is natural that an unresponsive female will flee when approached too closely by a male. It might be expected therefore that the courtship of the male would consist of attempts to prevent the flight of the female.

The male's courtship display begins by the male orienting towards a hovering female, some distance from her. The male then lowers its head-end and, in this dipped position, backs slightly away from the female. This slight retreat is performed slowly and then is followed by a sudden swoop straight at the female. The male does not halt alongside the female, but a little in front of her, and then immediately begins to swim slowly backwards, this time in a horizontal posture, shivering his long caudal appendage past the eye of the female. If, as usually happens, the female turns away from the male at this point, the latter, before she can manage to flee, darts around her in a very rapid, curved, forward path, which brings him back to his original position, that is, slightly in front of the female. He then begins the slow backward shiver again. If the female twists this way and that, in a frantic attempt to escape, the male darts round and round her, always blocking her way, until she pauses long enough for him to perform the backward shiver again. If the female is stimulated sufficiently by this display to respond sexually, the male draws close alongside her from one of his backwards shiverings and then, head to head and tail to tail, they both rotate longitudinally away from one another dorsally. This brings their ventral surfaces near enough together for the male's gonopodium (a modified anal fin) to make contact with the vent of the female and for the consummatory act to occur. This courtship sequence is illustrated diagrammatically in figure 16. Without adding further to the above description, it is clear that the male's behaviour, as expected, consists of attempts to prevent the flight of the female. This is done by the physical obstruction of her flight paths.

It is impossible here to go into the elaborate fighting system of this species but in order to justify calling this courtship an faM type, rather than simply an M type, I must mention two points. Firstly, a moderately subordinate male often watches a dominant male from a distance and, in so doing, assumes a posture very similar to the initial courting posture. There are some minor fin differences, but they need not concern us here. It should be mentioned that this is not a case of mistaken identity, for such a male can not only distinguish between the sexes, but can also distinguish individual males with necessary ease. Without going into details, it can be said that this display indicates the weak activation of both the fleeing and the attacking tendency, but with a preponderance of the former. Secondly, males do shiver their caudal appendages — the so-called swords — when threatening one another, but they swim slowly forwards or hover when doing so and never swim backwards or make curved forward darts. Also, none of the six or more

special threat displays employed in bouts of mutual intimidation occur in the courtship dance. So that, although there are traces of fighting behaviour in the courtship of this species, they do not in any way contribute to the form of the main body of the display. Nevertheless the, admittedly weak,

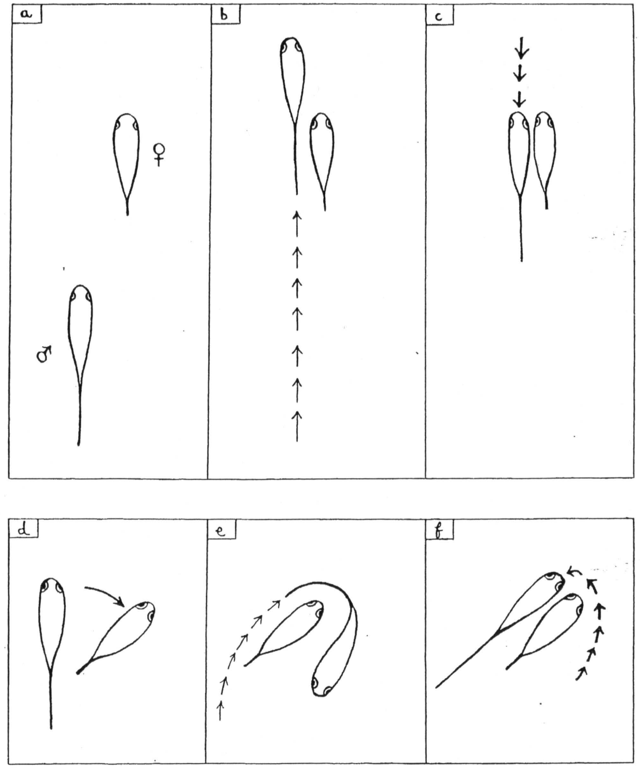


FIG. 16. — faM-type courtship. The dance of the swordtail, showing the six basic steps: *a*, The male (longtail) hovers some distance from the female. *b*, The male swoops on the female and halts just in front of her. *c*, The male backs slowly alongside the female. *d*, The female turns away. *e*, The male makes a curved dart around the front of the female. *f*, The male backs slowly into his old position alongside the female.

tendencies to attack and to flee from the female do seem to be present, and I have therefore called this the faM type of courtship.

In conclusion, it is interesting to compare Lorenz's (1935) three courtship types with those put forward here using the FAM system. Lorenz proposed three types, called the « Lizard » type, the « Labyrinth » type and the « Cichlid » type. Very briefly, the fundamental differences between these three were that, in the first the female does not display at all in response to the male, in the second the male is dominant and the female subordinate,

and in the third both partners display aggressively. The important difference between Lorenz's system and the FAM system, which must be emphasized, is that Lorenz was primarily concerned with the *relationships* between the partners, whereas the FAM system which I have put forward is concerned with the conflict state that exists in *each* courting individual (It is clear, however, that the two systems, although different, are quite compatible).

IV. — *THE PROBLEM OF PAIR-FORMATION*

I have already stated that by courtship I mean all heterosexual communication leading to fertilisation. In some species this behaviour consists of one continuous complex — for example, the stickleback courtship. In other species, however, there are two quite distinct behaviour complexes — pair formation and precopulatory display — which are separated in time. I want to suggest that the stickleback type of courtship is the more original of the two and that the other type, which is so widespread in the higher vertebrates, has evolved from such a courtship type in the following way.

Wherever there is an advantage in the male and female staying together after fertilisation has taken place, selection will favour any mechanism which facilitates a continuation of their relationship after their sexual tendencies have waned. As I have shown, sexual arousal to the peak which permits fertilisation, involves the suppression of attacking and fleeing tendencies. When the consummatory sexual act has been performed, nothing remains, in the case of the stickleback, to prevent the quick return of attacking and fleeing tendencies, and the male always attacks and drives away the female immediately after spawning. It is therefore a great advantage to many species to have a special learning process built into the courtship system, which renders the suppression of attacking and fleeing tendencies *irreversible in respect of one individual of the opposite sex.* Once this process is built into the system, the suppression of attack and fleeing tendencies will be semi-permanent for the particular male and female concerned. There is then no longer any need to rush right through from the initial encounter to the consummatory act in one courtship complex. It is possible to perform the initial (pair-forming) courtship displays and then, having formed a pair-bond, to wait for some time before attempting to achieve fertilisation. The time lag will be greater or lesser according to the ecological circumstances of the species concerned. I suggest therefore that the basis of the pair-bond is the removal of the attacking and fleeing tendencies, which permits the now un-suppressed sexual tendency to keep the male and female together (There certainly seems to be more to pairing than this in some species, but I am only putting this suggestion forward as the basis of the *origin* of pair formation).

It should be mentioned here that Baerends and Baerends (1950),

in their study of Cichlid fishes, have shown that in species where both partners take part in parental duties, there is a greater distinction between pair-formation and pre-copulatory ceremonies, than in those species in which only one sex performs parental duties.

A criticism of the FAM concept is necessary at this point. I shall take the Zebra Finch as an example. This species has an FaM courtship which I have already described. Or so I have said. However, what I really meant was that the Zebra Finch has a *pre-copulatory* ceremony which is of the FaM type. But long before this occurs, the male and female of a pair have passed through a pairing stage in which both are aggressive to one another. The aggression having been removed, the pre-copulatory behaviour is left as a conflict basically between fleeing and mating as already described (It is interesting to note that where the pair formation had removed aggression between the pair, it could not remove the tendency to flee completely, but here again I would remind you of Hediger's concept of individual distance).

So it is really necessary to modify the FAM concept and to refer to a particular *display* as being this or that FAM-type of display, rather than to refer to a whole *courtship* in this way. In summing up, it should be pointed out that although the above criticism of the FAM concept is fundamentally correct, it need not be taken too far, because even if one compares the *whole* of one species' courtship with the whole of another's, it is still possible to distinguish general FAM differences between them.

V. — *THE RITUALISATION OF COURTSHIP DISPLAY*

Finally, some mention must be made of the ritualisation of courtship movements and postures.

Many of the ambivalent, intention, and displacement activities, that arise in courtship situations, take on a signal function during evolution. The perfection of their roles as signals nearly always involves some sort of modification, or ritualisation, of the original movement or posture. When such a modification takes place it is often so drastic as to make it impossible to decide what was the original movement, from which the signal has been derived. Lorenz (1950) has pointed out that in such cases, only a comparative study of many closely related species can sometimes give the answer. It is not always this difficult, however, since many of the signals are only *semi-ritualised.* By this I mean that although they have become modified in their service as signals and have acquired a new motivational basis, they nevertheless still can be influenced to some degree by the tendencies that originally controlled their expression. An example will make this clearer. The courtship dance of the Three-spined Stickleback has clearly become ritualised and serves as a sexual signal to the female. Also it is now sexually motivated, although it originated as an ambivalent movement of alternating aggressive and sexual intention movements. Although, at the present state of evolution, it is sexually motivated and has a fixed rhythmic form, typical of ritualised activities, it can nevertheless be deformed slightly. If a courting male is unduly aggressive, Tinbergen's analysis has shown that the component of the dance leading the male *towards* the female is more pronounced than usual. If the male is unduly non-aggressive, then the component leading the male *away* from the female towards the nest is more pronounced than usual. But in both cases, the basic rhythmic form of the zigzag dance generally remains. This state of affairs is the case in a number of courtship dances. In the Zebra Finch, for example, if the male is unduly frightened of the female (as can be shown by independent factors) the pivoting swings of his approach dance turn him further away from the female than usual. In other words, the component of the dance which has originated from the intention movement of fleeing is exaggerated, but this in no way effects the basic rhythmic character of the, therefore semi-ritualised, dance.

It would involve too much detail to discuss here the many different kinds of response modification associated with ritualisation, and I can only refer you to the fascinating studies of this problem by Lorenz (e. g. 1941) and Daanje (1950).

VI. — *CONCLUSION*

Any communication, as short as the present one, on a subject, as vast as the present one, is bound to be incomplete and full of unjustified omissions. It has been impossible here to refer to more than a few species, even though I have restricted myself mainly to fish. It has also been impossible to review the already huge literature of the subject.

I hope, however, that despite this I have been able to give some idea of the ethological approach to the analysis of courtship.

Finally, I would like to make an acknowledgement to Dr. Niko Tinbergen without whose inspiration, I should probably, myself, still be thinking of animal courtship simply as « comical antics ».

BIBLIOGRAPHY

1950. Armstrong (E. A.). — The nature and function of displacement activities. *Sympos. Soc. Exp. Biol.*, vol. 4, p. 361-387.

1950. Baerends (G. P.) and Baerends-van-Roon (J. M.). — An introduction to the study of the ethology of Cichlid fishes. *Behaviour, Supplement* I.

1.953 Bastock (M.), Morris (D.) and Moynihan (M.). — Some comments on conflict and thwarting in animals. *Behaviour*, vol. 6, p. 66-84.

1950. Daanje (A.). — On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them. *Behaviour*, vol. 3, p. 48-99.

1950. Hediger (H.). — *Wild Animals in Captivity*. Butterworths, London.

1953. Hinde (R. A.). — The conflict between drives in the courtship and copulation of the Chaffinch. *Behaviour*, vol. 5, p. 1-31.

1940. Leiner (M.). — Kurze Mitteilung uber den Brutpflegeinstrukt von Stichlingbastarden. Z. *f. Tierpsychol.*, 4 vol.,p. 167-169.

1935. Lorenz (K.). — Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journ. f. Ornithol.*, vol. 83, p. 137-212, and p. 289-413. — 1937. The companion in the birds' world. *Auk*, vol. 54, p. 245-273. — 1941. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. *J. f. Ornithol.*. vol. 89, p. 194-294. — 1950. The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Sympos. Soc. Exp. Biol.*, vol. 4, p. 221-269. — 1952. *King Solomon's Ring*. Methuen and Co., London.

1952. Morris (D.). Homosexuality in the Ten-spined Stickleback, *Pygosteus pungitius* L. *Behaviour* vol. 4, p. 233-261. — 1954 *a*. The reproductive behaviour of the Zebra Finch, Poephila guttata, with special reference to pseudofemale behaviour and displacement activities. *Behaviour*, vol. 6, p. 271-322. — 1954 *b*. The reproductive behaviour of the River Bullhead, *Cottus gobio* L, with special reference to the fanning activity. *Behaviour*, vol. 7, p. 1-31, — 1954 *c*. The Agonistic Behaviour of the Mexican Swordtail. *In Preparation*.

1953. Moynihan (M.). — Some aspects of reproductive behaviour in the Black-headed Gull, Larus ridibundus, and related species. *Doctor Thesis, Oxford*.

1939. Tinbergen (N.). — The behaviour of the Snow Bunting in spring. *Trans. Linn. Soc. N. Y.*, vol. 5, p. 1-92. — 1940. Die Ubersprungbewegung. *z. f. Tierpsychol.* 4 vol., p. 1-40. — 1942. An objectivistic study of the innate behaviour of animals. *Biblioth. biotheor*, vol. 1, p. 39-98. — 1948. Social releasers and the experimental method required for their study. *Wilson Bull.*, vol. 60, p. 6-51. — 1952. Derived activities; their causation, biological significance, origin, and emancipation during evolution *Quart. Rev. Biol.*, vol. 27, p. 1-32. — 1952 *b*. A note on the origin and evolution of threat display. *Ibis*, 94, p. 160-162. — 1953 *a*. *Social Behaviour In Animals*. Methuen and Co., London. — 1953 *b*. Fighting and threat in animals. *New Biology*, vol. 14, p. 9-24.

1947. Tinbergen (N.) and Iersel (J. van). — Displacement reactions in the Three-spined Stickleback. *Behaviour*, vol. 1, p. 56-63.

1939. Tinbergen (N.) and Kuenen (D. J.). — Uber die auslosenden und die richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln. *Zeitsch. f. Tierpsychol.*, vol. 3, p. 37-60.

1952. Tinbergen (N.) and Moynihan (M.). — Head-flagging in the Black-headed Gull; its function and origin. *Brit. Birds*, vol. 45, p. 19-22.

1950. Tinbergen (N.) and Perdeck (A. C.) — On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched Herring Gull chick. *Behaviour*, vol. 3, p. 1-38.

DISCUSSION

D. LEHRMAN. — I should like to make a small suggestion about displacement activities. Newly-hatched ring doves characteristically respond to tactual stimutalion about the base of the bill by opening and closing the bill while pushing the head toward the source of stimulation. If the stimulation is provided by the pecking bill of the parent, the response of the dove is, effectively, food-begging. If the stimulus is from the head-movements of a nestmate, the response looks very much like the pre-copulatory billing of adult birds. The « preening » of very young squabs may be the same response, stimulated by contact with the unopened pinfeathers as the bird's head rests against its body.

Adult ring doves often preen as a « displacement activity » when billing is interrupted, for example by the female breaking off the billing episode. It appears quite possible that the relationship between the so-called autochthonous drives and the displacement activities that are characteristic for them can be analyzed in terms of ontogenetic relationships among the various behaviors. This may be so even when, as in the case of billing and preening, the behavior of the adult animal does not suggest that the two movements have anything in common.

D. MORRIS. — In the case of the Zebra Finch and the Bronze Mannikin (2 closely related species of Ploceid) there is an interesting difference in displacement activities. The Zebra Finch male wipes its beak repeatedly as a displacement activity, during courtship. The Bronze Mannikin, on the other hand, shows displacement preening under comparable conditions. It will be fascinating to see if there is some developmental difference between these 2 species, of the kind which would be expected by Lehrman. As far as I know there is likely to be little difference of this kind, which might operate as Lehrman suggests; but further work must be done before we can be sure of this.

C. RICHTER. — Is a surgical attack on behavior problems possible in fish as it is in mammals, for instance the rat? It would be of considerable interest to know how removal of the various endocrine glands would alter the behavior pattern of your fish; or how isolated brain lesions would alter them.

Do fish have a sufficiently high resistance to infections to permit surgical interferences to be made without endangering their lives?

D. MORRIS. — A brain lesion technique was successfully developed in a behaviour study of Swordtails, and Sticklebacks have been castrated successfully, but, in general, little surgical work has been done by ethologists as yet.

Mrs HALDANE-SPURWAY. — As most higher Metazoa are genetically unique they cannot be equivalent with regard to the results of fertilization i. e. a larger proportion of zygotes will be more fit (in the Darwinian sense) from one mating than from another. Both the phenotype and the gametes produced by an organism are determined (within wide ranges) by its individual genotype. Therefore courtship may permit a selection between sexual partners comparable with the artificial selection performed by the husbandmen who mate together individuals which « complement » each others' « faults ». A function of courtship is to break down; to interpose difficulties, not facilitations, in the way of insemination. The « ethological isolating mechanisms » between species are often only an increase in the proportion of courtships which fail to result in insemination. The fact that the ceremonies of closely

related species only differ quantitatively and trivially is unexpected *both from* Tinbergen's argument concerning the « derivation » of these ceremonies, and Dobzhansky's argument concerning selection pressures favouring isolating mechanisms.

How do M. Morris's types of male courtship behaviour correspond with M. Lorenz's classical types in the « Kumpan »? Though M. Lorenz was discussing the whole complex of reproductive behaviour, if M. Morris analysis is applied to *females* I think the two schemes will coincide.

Morris — applied to *female*		*Kumpan*
fAM	≡	cichlid
FaM	≡	anolis
faM	≡	labyrinth

In addition to the remarks of M. Lorenz: inhibitors of courtship seem to be the rule in species which do not perform their courtships on a material territory e. g. some species of *Drosophila*, newts and spiders.

Relevant to what M. Morris calls semi-ritualization; any and all activities of a species can become modified in evolution to serve a communicatory function, if they are perceivable by *any* ecologically related species, and the reaction of this species imposes a selection pressure. Indeed the two most important methods of intraspecific communication in the vertebrates (acoustical ritualization of breathing, and chemical ritualization of excreta) are only semi-ritualized in Morris' sense.

D. LEHRMAN. — You have not made any suggestion about the physiological nature of these behavior tendencies, merely describing them with the work « drive ». You note, however, that color changes characteristically accompany some of the changes in readiness to fight, flee, mate, and so on, that you describe. Could it not be that the physiological mechanism of the behavioral changes involves changes in balance of adrenergic and cholinergic components in autonomic activity? The physiology of color changes in fish suggests such a possibility.

D. MORRIS. — It would be most interesting to analyse *threat* — *submission opposites* in the way Dr Lehrman suggests, but I feel that we know too little about them at the purely observational level, at the present stage. Already, additional observations of such opposites have shown that they may be arrived at in rather different ways in different cases, and I, personally, do not *yet* wish to jump into a detailed experimental study of this problem. I first want to obtain much more data of a simple descriptive nature, but I do fully agree with Lehrman that it is a wasteful to aimlessly collect facts ad nauseum — all I want to say is that there must be a balance between the two approaches to the problem, and at the *present* stage, I feel the need is greater (in this particular case) for further progress with the observational side of the question.

IX

ASPECTS BIOLOGIQUES DE L'INSTINCT REPRODUCTEUR DANS LE COMPORTEMENT DES MAMMIFÈRES

par

MARC KLEIN

(Strasbourg)

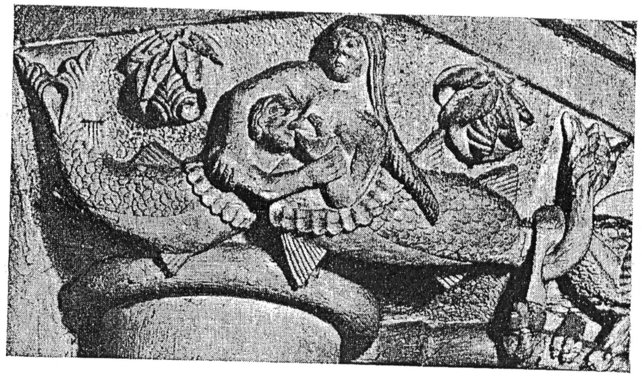


FIG. I. — Sirène allaitant son petit. — Sur ce chapiteau de a cathédrale de Strasbourg (XIIe siècle), le sculpteur a symbolisé cet être fabuleux, mi-femme mi-poisson, vaquant à la fonction qui consitue le caractère le plus général des Mammifères. (cliché TEL).

INTRODUCTION

La classe des Mammifères comprend tous les Vertébrés qui allaitent leurs petits. Cette définition, la plus générale qu'on puisse donner, est basée sur le mode de nutrition des nouveau-nés qui fait partie intégrante du comportement maternel. La perpétuation de l'espèce, chez les Mammifères, se réalise par une succession de processus physiologiques : fécondation, gestation, parturition, lactation, dont la réalisation est conditionnée par des conduites tout à fait

related species only differ quantitatively and trivially is unexpected *both from* Tinbergen's argument concerning the « derivation » of these ceremonies, and Dobzhansky's argument concerning selection pressures favouring isolating mechanisms.

How do M. Morris's types of male courtship behaviour correspond with M. Lorenz's classical types in the « Kumpan »? Though M. Lorenz was discussing the whole complex of reproductive behaviour, if M. Morris analysis is applied to *females* I think the two schemes will coincide.

Morris — applied to *female*		*Kumpan*
fAM	≡	cichlid
FaM	≡	anolis
faM	≡	labyrinth

In addition to the remarks of M. Lorenz: inhibitors of courtship seem to be the rule in species which do not perform their courtships on a material territory e. g. some species of *Drosophila*, newts and spiders.

Relevant to what M. Morris calls semi-ritualization; any and all activities of a species can become modified in evolution to serve a communicatory function, if they are perceivable by *any* ecologically related species, and the reaction of this species imposes a selection pressure. Indeed the two most important methods of intraspecific communication in the vertebrates (acoustical ritualization of breathing, and chemical ritualization of excreta) are only semi-ritualized in Morris' sense.

D. LEHRMAN. — You have not made any suggestion about the physiological nature of these behavior tendencies, merely describing them with the work « drive ». You note, however, that color changes characteristically accompany some of the changes in readiness to fight, flee, mate, and so on, that you describe. Could it not be that the physiological mechanism of the behavioral changes involves changes in balance of adrenergic and cholinergic components in autonomic activity? The physiology of color changes in fish suggests such a possibility.

D. MORRIS. — It would be most interesting to analyse *threat — submission opposites* in the way Dr Lehrman suggests, but I feel that we know too little about them at the purely observational level, at the present stage. Already, additional observations of such opposites have shown that they may be arrived at in rather different ways in different cases, and I, personally, do not *yet* wish to jump into a detailed experimental study of this problem. I first want to obtain much more data of a simple descriptive nature, but I do fully agree with Lehrman that it is a wasteful to aimlessly collect facts ad nauseum — all I want to say is that there must be a balance between the two approaches to the problem, and at the *present* stage, I feel the need is greater (in this particular case) for further progress with the observational side of the question.

IX

ASPECTS BIOLOGIQUES DE L'INSTINCT REPRODUCTEUR DANS LE COMPORTEMENT DES MAMMIFÈRES

par

MARC KLEIN
(Strasbourg)

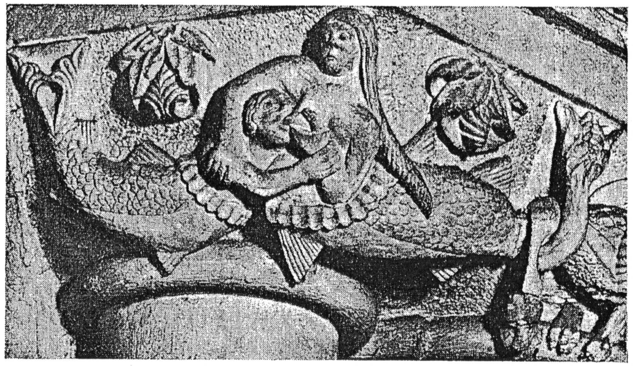


FIG. I. — Sirène allaitant son petit. — Sur ce chapiteau de a cathédrale de Strasbourg (XIIe siècle), le sculpteur a symbolisé cet être fabuleux, mi-femme mi-poisson, vaquant à la fonction qui consitue le caractère le plus général des Mammifères. (cliché TEL).

INTRODUCTION

La classe des Mammifères comprend tous les Vertébrés qui allaitent leurs petits. Cette définition, la plus générale qu'on puisse donner, est basée sur le mode de nutrition des nouveau-nés qui fait partie intégrante du comportement maternel. La perpétuation de l'espèce, chez les Mammifères, se réalise par une succession de processus physiologiques : fécondation, gestation, parturition, lactation, dont la réalisation est conditionnée par des conduites tout à fait

particulières des progéniteurs : recherche et rapprochement des partenaires sexuels, acceptation du mâle, attitude caractéristique de la femelle pendant la gravidité, comportement maternel se manifestant par la confection du nid, les soins donnés à la portée et l'allaitement. Toutes ces conduites sont, dans leurs modalités, spécifiques à chaque espèce; elles sont innées et non apprises, elles concourent toutes vers la reproduction de l'espèce. Il semble donc légitime de les considérer comme des conduites instinctives. Il n'est pas de la compétence du biologiste d'analyser le bien-fondé et la portée de la notion d'instinct; c'est l'ensemble des travaux du présent colloque qui permettra d'établir pareille définition. L'apport du biologiste à l'étude du problème de l'instinct reproducteur chez les Mammifères consiste dans l'analyse des manifestations de cet instinct dans leurs corrélations avec des états physiologiques définis. Une telle étude est fort complexe et extraordinairement vaste, et, dans le cadre forcément limité d'un rapport, il est impossible d'en donner un exposé exhaustif. Il faudrait, pour traiter le sujet avec toute la compétence nécessaire, posséder un savoir véritablement encyclopédique, dont les éléments relèvent d'activités professionnelles très variées. En tant que biologiste expérimentateur, enseignant dans une Faculté de Médecine, je ne pourrai exposer de savoir personnel que dans le domaine de l'analyse des régulations de l'instinct reproducteur, auxquelles une large part du présent travail sera consacré. Mais, craignant d'être passible du reproche de vouloir réduire un problème aussi vaste aux seules possibilités fournies par l'expérimentation sur les espèces de laboratoire et par l'observation anatomoclinique chez l'Homme, je tâcherai dans toute la mesure du possible d'envisager le problème dans toute sa généralité en l'éclairant sous les angles les plus divers. Je me trouve donc amené à adopter le plan suivant : Nous passerons d'abord en revue des sources d'information nous renseignant sur les manifestations de l'instinct reproducteur dans l'ensemble des Mammifères; un tel inventaire fait apparaître à la fois l'étroite spécificité et la grande variété des conduites sexuelles que nous classerons ensuite selon leur succession chronologique, en en donnant les caractéristiques essentielles. Les résultats fournis par l'observation serviront de matériel d'étude pour l'analyse expérimentale des facteurs, dont les jeux complexes et les corrélations réciproques constituent les régulations des conduites sexuelles. Nous consacrerons un paragraphe final à la situation de l'Homme dans les aspects biologiques de l'instinct reproducteur dans le comportement des Mammifères.

SOURCES D'INFORMATION ET MÉTHODES D'INVESTIGATION

Les connaissances que nous possédons sur les manifestations de l'instinct reproducteur dans les conduites sexuelles des Mammifères proviennent des sources les plus diverses; explorateurs, chasseurs, éleveurs de toutes les époques et de toutes les latitudes en sont les premiers auteurs, puisque depuis

des temps immémoriaux et dans toutes les régions du Globe, l'Homme s'est toujours intéressé aux activités des Mammifères assurant la perpétuation de l'espèce.

SOURCES HISTORIQUES

Il serait passionnant d'écrire l'histoire des connaissances humaines concernant les mœurs sexuelles des Mammifères; mais il faudrait posséder les règles des disciplines historiques et un savoir à toute épreuve d'un naturaliste au courant des modes de vie des Mammifères. Un tel historique se confondrait en partie avec l'histoire de la biologie et aussi avec celle de la psychologie animale, dont le lecteur peut trouver les premiers éléments dans l'ouvrage admirablement documenté de Nordenskjöld et dans le petit volume fort alerte de Verlaine. Ici nous nous contenterons de marquer quelques jalons démontrant que certains documents anciens constituent encore toujours des sources d'information dont il convient de tenir compte.

Que de textes importants seraient à citer, extraits des œuvres de sciences naturelles d'Aristote qui devraient former, pour le biologiste actuel, des textes classiques dans tous les sens du mot. Au cours du moyen âge, le savoir d'Aristote se trouve incorporé dans les travaux d'Albert Le Grand, pour lequel les naturalistes témoignent périodiquement un renouveau d'intérêt, et aussi dans l'œuvre de saint Thomas d'Aquin qui interfère encore aujourd'hui avec certains modes de penser contemporains. Chez les auteurs de la Renaissance, naturalistes, littérateurs, artistes, on trouverait un mélange pittoresque d'observations exactes rapportées par les explorateurs, enchevêtrées avec des superstitions naïves dues à la tradition.

Mais les données véritablement concrètes, valables, et encore incorporées dans la biologie contemporaine ne surgissent qu'à partir de la révolution scientifique qui s'opère en biologie au XVII[e] siècle et dont le plus grand protagoniste, Harvey, a réalisé lui-même des recherches expérimentales sur la conduite sexuelle des Cervidés. Parmi de nombreux traités, décrivant l'anatomie et la physiologie des organes génitaux chez les Mammifères, émerge le livre de Regner de Graaf, sur les organes génitaux femelles. Cet auteur est parti précisément de l'observation de la conduite de la femelle lors du rut, pour examiner la structure de l'ovaire avant et après l'acceptation du mâle. Il a été amené ainsi à découvrir la signification réelle des ovaires, désignés jusqu'alors par le vocable de « testicule femelle ». Il a démontré que, lors du rut, l'ovaire porte des vésicules très particulières, qui s'appellent encore aujourd'hui follicules de De Graaf, et que, après le rapprochement sexuel, on trouve à la place de ce follicule, « une substance glanduleuse faisant saillie hors du testicule femelle », le corps jaune. Défenseur convaincu de la théorie oviste dans la génération des Mammifères, De Graaf a commis une seule erreur, celle de considérer le follicule dans son ensemble comme l'œuf des Mammifères, erreur qui devait attirer à son œuvre des critiques aussi violentes qu'injustes. En

effet, l'iconographie de son ouvrage, extrêmement remarquable, reste encore valable aujourd'hui et permet toujours d'illustrer tout exposé sur la physiologie du tractus génital femelle ; certaines planches démontrent que De Graaf a vu la rupture folliculaire et qu'il a retrouvé dans la trompe, en particulier chez la Lapine, le produit expulsé du follicule rompu. De Graaf est donc le premier auteur qui décrit, lors de la période des chaleurs, une transformation de l'ovaire allant de pair avec le rapprochement sexuel ; cette donnée reste une pièce maîtresse dans les investigations physiologiques sur l'instinct sexuel dans le comportement des femelles de Mammifères.

Le XVIIIe siècle apporte une riche moisson de résultats sur les mœurs sexuelles des Mammifères, les uns exacts, les autres entachés d'erreurs dues à des préjugés de doctrine sur la génération. Le petit livre de Verlaine donne une vue attachante de l'apport des naturalistes du XVIIIe et du début du XIXe siècle. Ne retenons ici que l'illustre Buffon, dont les chapitres consacrés aux Mammifères, surtout dans les somptueuses éditions originales, forment encore aujourd'hui une source précieuse de données éthologiques et iconographiques.

A la suite de l'exploration progressive du Globe et de l'essor des sciences naturelles, les connaissances concernant la sexualité des Mammifères s'enrichissent considérablement au cours du XIXe siècle. Nous ne pouvons ici que situer quelques œuvres importantes dont l'influence se fait encore sentir aujourd'hui. Le livre de Darwin sur la descendance de l'Homme et la sélection sexuelle, paru en 1871, va exercer pendant plusieurs années une véritable emprise, non seulement sur les sciences naturelles, mais sur la vie sociale et sur la pensée humaine tout court. Les interprétations anthropomorphiques de Darwin, et sa tendance de porter les conduites sexuelles à l'actif de sa doctrine de la sélection du plus apte dans la lutte pour la Vie, ont depuis longtemps perdu de leur crédit. Il n'en reste pas moins vrai que Darwin a attiré tout particulièrement l'attention des biologistes sur le dimorphisme sexuel, sur les variétés du comportement des différentes espèces, avant, pendant et après le rapprochement sexuel. Cet ouvrage, dont le retentissement a été mondial, a été suivi immédiatement après par un volume plus modeste, sur l'expression des émotions chez les animaux et chez l'Homme, dont le contenu est encore fort utile pour tout biologiste travaillant sur la signification affective ou symbolique d'une attitude motrice ou d'une mimique dans les conduites sexuelles d'un Mammifère.

A côté du nom universellement connu de Darwin, nous voudrions mettre en place ici quelques naturalistes français du XIXe siècle dont l'apport dans nos connaissances sur l'éthologie sexuelle des Mammifères est loin d'être reconnu à sa juste valeur. Une place de choix revient aux publications de Coste dont « l'histoire générale et particulière du développement des êtres organisés » renferme, outre les travaux originaux de l'auteur, une rétrospective critique des investigations antérieures sur la conduite sexuelle d'un certain nombre de Mammifères. Un autre auteur, Pouchet, mérite d'être sauvé de l'oubli ; son traité sur l'ovulation spontanée contient certes de nombreuses et flagrantes erreurs ; mais il contient aussi une riche iconographie et l'examen

de nombreux problèmes touchant à la reproduction des Mammifères. Mais c'est Lataste, zoologiste bordelais, qui doit être remis en vedette comme initiateur des études contemporaines sur la biologie ovarienne : il apporte une véritable méthode d'investigation et une somme incommensurable d'observations concrètes dans des travaux qu'il a réunis dans un volume aujourd'hui rarissime, les « Recherches concernant la Zooéthique des Mammifères de l'ordre des Rongeurs ». Si le terme zooéthique n'a pas survécu il est en tout point identique à celui de comportement ; des notes tenues au jour le jour ont conduit l'auteur à la notion concrète de rythme génital des Mammifères, rythme de conduite en relation avec un cycle génital. Lataste, avec son élève Morau a découvert le cycle vaginal des Rongeurs, qui, violemment contesté à l'époque, oublié ensuite, ne devait réapparaître dans toute son importance en biologie qu'environ trente ans plus tard (Voir sur Lataste, l'article de Klein et Mayer, 1954).

L'ouvrage de Lataste allait exercer une influence directe et profonde sur Heape. Grand chasseur et grand connaisseur des animaux à l'état sauvage, Heape adopte les notions proposées par Lataste pour créer une nomenclature des stades du cycle génital de la femelle, le cycle œstral, centré sur un comportement tout à fait défini, l'œstrus, répondant à la période des chaleurs et de l'acceptation du mâle. Un illustre collaborateur de Heape, F. H. A. Marshall, introduira définitivement en biologie la nomenclature du cycle œstrien qui va servir de fil conducteur dès l'origine, à l'endocrinologie sexuelle, qui naît aux premières années du présent siècle ; en effet, Marshall démontre, dans diverses espèces, que les états successifs du cycle œstrien vont rigoureusement de pair avec des modifications cycliques des structures de l'ovaire.

A la même époque se placent les travaux mémorables de Bouin et Ancel, travaux de pionniers qui vont ouvrir une ère extraordinairement féconde de la physiologie sexuelle. Bouin et Ancel, et à leur suite leurs nombreux élèves, démontrent, sur les espèces les plus diverses et par les techniques les plus variées, que la glande interstitielle du testicule constitue le lieu d'élaboration de l'hormone sexuelle mâle qui contrôle le développement des caractères sexuels secondaires et la conduite sexuelle chez le mâle. En même temps, Bouin et Ancel démontrent de façon irrécusable, à l'aide de tests morphologiques précis, le rôle de la sécrétion interne du corps jaune de l'ovaire dans les phénomènes préparatoires à la nidation de l'œuf, découverte qui permet l'éclosion d'innombrables travaux sur la fonction lutéale. Bientôt après, s'ouvre un nouveau chapitre de l'endocrinologie sexuelle femelle : c'est la découverte par E. Allen et Doisy, d'une part, par Robert Courrier, d'autre part, de substances actives contenues dans le liquide folliculaire déterminant l'œstrus avec toutes ses manifestations morphologiques. Pendant toute cette période un autre auteur entreprend un type d'investigations visant à élucider les bases hormonales de la conduite sexuelle des Mammifères : Steinach, qui, à partir de 1910, réalise des travaux sur un objet particulièrement favorable, le Cobaye, démontre que la greffe hétéro-sexuelle des gonades détermine l'inversion du comportement sexuel des animaux ainsi traités, et il interprète ces faits comme un effet

de masculinisation de la femelle ou de féminisation du mâle, résultats dont les résonances allaient dépasser de beaucoup la sphère limitée de l'expérimentation biologique.

Il est intéressant de noter, qu'à l'exception de Steinach, les biologistes travaillant sur la physiologie sexuelle ne s'intéressaient pas directement au déterminisme des comportements qu'ils utilisent comme point de départ pour leurs investigations expérimentales ; mais ils mettent ainsi au point la physiologie endocrinienne des gonades et fixent des tests morphologiques précis au niveau des organes réactionnels du tractus génital. L'identification physico-chimique des différentes hormones sexuelles et leur synthèse ultérieure ne se font pas attendre ; les expérimentateurs disposeront alors en quantité illimitée de substances naturelles ou synthétiques, capables d'interférer avec la physiologie génitale ; c'est alors que commence la période tout à fait contemporaine au cours de laquelle de nombreux groupes d'auteurs, à l'aide de techniques très différentes entreprennent d'étudier systématiquement les régulations neuroendocriniennes des conduites sexuelles qui constituent les manifestations objectivement étudiables de l'instinct reproducteur dans le comportement des Mammifères.

SOURCES CONCERNANT LES MŒURS SEXUELLES DES MAMMIFÈRES SAUVAGES, EN LIBERTÉ ET EN CAPTIVITÉ, DES ESPÈCES DOMESTIQUES ET DES ESPÈCES DE LABORATOIRE

Selon une vieille tradition on ne doit accorder qu'un crédit limité aux récits des chasseurs et des explorateurs ; il n'en reste pas moins vrai que de nombreux ouvrages traitant de la chasse sous toutes ses formes et sous toutes les latitudes contiennent des renseignements précieux sur l'incroyable variété des manifestations de l'instinct de reproduction chez les Mammifères vivant à l'état sauvage. Ces données purement descriptives forment le fond original et pittoresque de certains ouvrages de référence auxquels il est toujours bon de revenir. Du célèbre traité de Brehm, les quatre volumes consacrés aux Mammifères ont été élagués et remaniés par des spécialistes et enrichis d'illustrations modernes ; leur lecture reste toujours passionnante et l'on trouve, signalées en bonne place, les particularités concernant les conduites sexuelles de chaque espèce décrite. Les ouvrages plus récents et de proportions plus réduites, de Bertin, de Burton, de Bourlière sont de facture plus moderne et plus attrayants par l'iconographie qui, grâce aux techniques de la photographie et de la cinématographie, grâce aux moyens variés de la reproduction graphique, fournissent une documentation qui en dit plus long par l'image que les descriptions les plus détaillées sur les conduites sexuelles des Mammifères. La réédition récente, complétée et remise à jour, du vieux livre classique de Diezel sur la chasse, contient maintes observations sur les modalités de reproduction et les conduites sexuelles du gibier d'Europe.

L'observation des animaux sauvages en liberté a connu au cours des

dernières années un essor considérable grâce au développement de la psychologie animale réalisée dans le milieu naturel des espèces, ou encore dans les parcs de réserve spécialement créés à cet effet. L'on passe, par des transitions insensibles ou brusques, à la conduite des mêmes espèces sauvages en espace limité, en captivité dans les enclos des jardins zoologiques. Une documentation de toute première importance a été ainsi établie par des spécialistes de la psychologie animale et par des directeurs de jardins zoologiques. On trouvera toutes ces données consignées soit dans des périodiques spécialisés, soit dans des publications fort attrayantes autant pour le biologiste que pour le grand public, parmi lesquelles nous ne citerons ici que celles de Hediger, de Urbain, de Mme Meyer-Holzapfel.

Nous en arrivons au comportement sexuel des animaux domestiques dont l'Homme connaît les aspects essentiels depuis des temps immémoriaux. Lors de la domestication, c'est la main de l'homme qui modifie les comportements sexuels à l'aide de techniques variées en vue de buts utilitaires exactement définis, et la pratique acquise par les éleveurs constitue elle aussi une source importante de renseignements sur les manifestations de l'instinct reproducteur dans les espèces d'exploitation. Cette pratique a bénéficié largement des résultats obtenus sur l'endocrinologie sexuelle chez les espèces de laboratoire et il est possible que la technique de l'insémination artificielle apportera au cours des années à venir des données nouvelles dans le chapitre des comportements sexuels des espèces domestiquées (consulter sur ces espèces les publications de Hammond qui est un biologiste averti de l'expérimentation et de la pratique vétérinaire, voir aussi l'article de Koch, et les travaux de Thibault).

Nous voici aux espèces habituellement utilisées en vue de l'expérimentation dans les laboratoires de recherches. Si l'on en croit Hediger : « Le Rat blanc, la Souris blanche, le Lapin et d'autres animaux de laboratoire sont tous, biologiquement parlant, loin de l'état naturel. Ils sont en quelque sorte des espèces animales abstraites, étrangères à la Nature ». Cette remarque doit être retenue et commentée. Elle a le mérite de rappeler à l'expérimentateur que les résultats de laboratoire ont été obtenus sur des espèces définies, vivant dans le milieu laboratoire, et qu'ils ne doivent pas être extrapolés directement aux espèces vivant dans d'autres environnements. Mais les animaux de laboratoire ne sont pas des espèces abstraites, ils sont parfaitement adaptés à leur environnement qui est devenu leur véritable monde spécifique (Voir, par exemple, à ce sujet, les travaux de Richter sur le Rat sauvage et le Rat domestiqué, 1952). De plus, chez ces espèces, nous disposons de toute une gamme de réactifs morphologiques et physiologiques qui permettent d'établir avec sécurité l'état initial et l'état terminal d'une expérience entreprise sur les conduites sexuelles. Ces conduites ne sont de loin pas aussi frustes que pourrait le croire de prime abord celui qui n'a jamais été engagé lui-même dans ce genre de travaux. Comme pour les Mammifères vivant en liberté ou à l'état domestique, il convient tout d'abord de connaître à fond, par l'observation, les particularités de l'instinct reproducteur selon les espèces et souvent, à l'intérieur d'une

espèce, les conduites d'un animal donné. Les paragraphes suivants qui traitent des régulations, illustreront suffisamment ce principe préliminaire. Les travaux de Lataste, malgré le désordre de leur rédaction constituent un modèle du genre pour l'observation du comportement sexuel chez les Rongeurs. La monographie de Hammond sur la reproduction chez le Lapin forme une excellente initiation pour cette espèce. Plus récemment, ont paru de véritables manuels (Farris et coll., Worden, entre autres) qui décrivent avec beaucoup de détails la conduite sexuelle d'un certain nombre d'espèces de laboratoire. Mais aucune lecture de monographies, si complètes soient-elles, ne remplacera jamais l'observation personnelle d'un élevage ou d'un animal particulier, observation qui doit être entreprise par le biologiste en vue d'une expérience définie, et qui demande plus de patience que la réalisation de l'expérience elle-même. En résumé, les espèces de laboratoire offrent à l'heure actuelle un nombre impressionnant de qualités et de garanties qui en font de véritables objets de choix pour l'analyse expérimentale, elle-même précédée par une observation méticuleuse.

Les sources d'information que nous venons de passer rapidement en revue se départagent d'elles-mêmes en un certain nombre de catégories : documents appartenant au passé de la biologie, mais contenant des données encore valables ; ouvrages modernes rendant compte de la vie et des mœurs des Mammifères sauvages en liberté, en captivité, domestiqués, en expérimentation dans les laboratoires. Tous ces travaux d'éthologie contiennent des données plus ou moins détaillées sur des conduites sexuelles de Mammifères. Mais il existe de plus des ouvrages spécialement consacrés à l'histoire naturelle de la sexualité des Mammifères. Les volumes récents de Bounoure et de Buddenbrock, quoique de dimensions modestes et destinés à un vaste public de lecteurs, sont écrits de main de maître par des zoologistes professionnels et donnent une vue ramassée, mais saisissante des problèmes en question. Le copieux traité de Meisenheimer sur les sexes et la sexualité, plus ancien et dépassé à bien des points de vue, renferme néanmoins des descriptions toujours valables. Un livre particulièrement utile, présenté presque comme des tableaux synoptiques, a été consacré par Asdell aux « patterns », c'est-à-dire « façons d'être » des Mammifères dans les processus de la reproduction et il constitue un instrument indispensable à tout biologiste s'intéressant à la physiologie de la reproduction des Mammifères à quelque niveau d'investigation que ce soit (Voir aussi Ford et Beach). Mais la synthèse la plus classique et la plus lumineuse a été réussie par F. H. A. Marshall dans la deuxième édition de son livre sur la physiologie de la reproduction ; ce volume représente une véritable somme établie en 1922 par un expérimentateur de grande classe, doublé d'un érudit hors pair. Il constitue l'ouvrage classique par excellence sur l'instinct reproducteur dans ses relations avec des états physiologiques chez les êtres vivants en général, mais tout particulièrement chez les Mammifères. Depuis 1922, nos connaissances dans ce domaine ont subi un développement tel, qu'il n'est plus possible à l'heure actuelle à un seul homme de réussir une synthèse de cette envergure. La troisième édition du Marshall, beaucoup

plus volumineuse, rédigée par une équipe de collaborateurs sous la direction de A. S. Parkes, constituera un ouvrage de documentation de tout premier ordre sur tous les problèmes concernant la sexualité des Mammifères ; mais il aura perdu l'esprit méthodologique, philosophique, voire littéraire qui faisait la qualité et le charme de l'œuvre de Marshall dans sa forme première.

Des paragraphes qui précèdent, concernant les sources d'information, se dégagent des conclusions qui peuvent être brièvement résumées. Sur les animaux sauvages, vivant en liberté complète, dans leur milieu naturel, la seule méthode de recherches possible est l'observation, plus ou moins difficile selon les circonstances, plus ou moins valable selon la compétence de l'auteur. Dès le moment où ces mêmes espèces sont en captivité, l'observation de leurs conduites sexuelles devient suivie et la captivité constitue déjà une véritable expérimentation portant sur le mode de vie et la faculté de reproduction. Pour les Mammifères d'exploitation, la domestication réalise une interférence extrêmement lourde due à des buts utilitaires de l'Homme et dont les éleveurs comme les naturalistes, doivent mesurer tout le poids. Chez les Mammifères de laboratoire, l'expérimentation est la méthode de recherche par excellence, au point que les auteurs négligent trop souvent l'observation des conduites sexuelles, indispensable au départ de toute expérience portant sur les régulations de l'instinct reproducteur. Il apparaît donc que, dans toute la mesure du possible, l'observation et l'expérimentation doivent se compléter harmonieusement chaque fois que ces deux méthodes peuvent s'appliquer à l'étude biologique des manifestations de l'instinct reproducteur. De l'ensemble de la documentation fort abondante sur les comportements sexuels chez les Mammifères il ressort un fait très général : l'extrême spécificité de chaque conduite pour chaque espèce donnée. Au premier abord cette multiplicité des phénomènes peut paraître désarmante. Cependant il est possible, tant pour la recherche que pour l'enseignement, d'en dégager des lignes générales : décrire d'abord la succession chronologique des conduites dont l'ensemble aboutit à la perpétuation de l'espèce, analyser ensuite les facteurs divers dont le jeu et les corrélations permettent une explication biologique des manifestations de l'instinct reproducteur dans le comportement des Mammifères.

LES STADES SUCCESSIFS DES CONDUITES SEXUELLES CHEZ LES MAMMIFÈRES

La perpétuation de l'espèce chez les Mammifères dépend étroitement de la succession chronologique d'un certain nombre de conduites instinctives, vocable que nous avons brièvement justifié dans notre introduction. Ces conduites sont soumises à des rythmes d'ordres divers : rythmes dans la vie de l'individu, selon son âge et sa maturation biologique ; rythmes de longue durée, annuel ou saisonnier, selon les espèces : rythme périodique court, tel

le cycle œstrien chez la femelle. Ces différents types sont susceptibles d'interférer les uns avec les autres chez un même individu. Sans pouvoir aborder le problème complexe des phénomènes rythmiques chez les êtres vivants, retenons que les manifestations de l'instinct reproducteur, contrairement à d'autres comportements instinctifs, subissent des périodes d'activité alternant avec des périodes d'accalmie selon des cadences spécifiques à l'espèce et, dans une certaine mesure propres à l'individu. De l'apparition opportune de l'activité, de la réalisation de conduites très compliquées jusque dans leur moindre détail, de leur succession rigoureuse dans l'ensemble du comportement sexuel, dépend la réussite finale de la fonction reproductrice, c'est-à-dire la perpétuation de l'espèce.

RAPPROCHEMENT SEXUEL

Le processus fondamental de la physiologie de la reproduction est la fusion du gamète mâle et du gamète femelle. Ce fait essentiel, aujourd'hui vérité première en biologie, n'est connu que depuis 1875, date de la découverte des phénomènes cytologiques de la fécondation par Hertwig. Pour que la fécondation puisse se réaliser il faut que les deux partenaires puissent se rencontrer et consommer l'acte sexuel. La façon dont les deux sexes se cherchent et se trouvent met en œuvre des conduites dont la variété et la complication selon les espèces a suscité de tout temps la curiosité admirative de l'Homme, autant du laïc que du naturaliste.

Dans la grande majorité des Mammifères la rencontre des deux sexes en vue de la copulation ne se fait qu'à des périodes bien définies de l'année, appelées chaleurs, amours, rut, œstrus. Pour se trouver, parfois à de longues distances, les deux sexes disposent de moyens d'appel, véritables signaux sensoriels, sur lesquels nous reviendrons plus bas dans l'étude des régulations. Des migrations peuvent survenir, déterminant les changements temporaires de résidence, avec des campements nouveaux et des regroupements sociaux chez les espèces vivant dans des collectivités définies. On trouvera des exemples concrets et pittoresques de ces activités préliminaires et en apparence irrépressibles, dans les ouvrages cités plus haut, traitant des animaux sauvages en liberté. On y trouvera aussi des particularités de jeux exactement définies pour chaque espèce et qui précèdent la copulation proprement dite. Ces jeux peuvent s'effectuer entre plusieurs mâles devant les femelles et aussi entre mâle et femelle. En faisant abstraction de tout anthropomorphisme, l'observation fait souvent apparaître une signification symbolique de certaines attitudes et de certaines mimiques exprimées par les partenaires (Voir les travaux de Antonius, Schenkel, Zuckerman et se reporter à l'ouvrage ancien de Darwin). Dans un certain nombre d'espèces sauvages en liberté et en captivité et même dans des espèces domestiquées et de laboratoire, les jeux entre mâles et entre partenaires peuvent passer à l'état de luttes avérées sans merci. Ce sont ces luttes qui avaient incité Darwin à définir la notion de sélection

sexuelle ; cependant si l'on en croit un certain nombre d'observateurs récents, ces luttes portent souvent à faux dans le mode de sélection, en particulier chez les Cervidés où, pendant que les mâles les plus puissants se battent à outrance, les jeunes et faibles profitent du temps disponible pour consommer l'acte sexuel. Le groupement social intervient lui aussi dans certaines collectivités animales (Voir les travaux de Schenkel sur le Loup ; de Zuckerman sur le Singe, de Soulairac sur le Rat blanc). Nous ne pouvons ici aborder l'étude de la signification des jeux sexuels et leurs limites dans les activités sexuelles ; car il faudrait entamer les problèmes que pose l'activité de jeu en général (Voir à ce sujet les travaux de Bally).

Les moyens d'approche, de prise de contact entre partenaires, varient d'une espèce à l'autre dans de telles mesures qu'il faudrait faire des descriptions monographiques. Outre les données pittoresques rapportées sur les Mammifères sauvages, tout éleveur connaît à fond cet aspect de la domestication. Les hommes de laboratoire par contre sont souvent loin de posséder à ce sujet les connaissances les plus élémentaires sur l'espèce sur laquelle ils travaillent. En ce qui concerne le Rat blanc, les investigations de Beach et celles de Soulairac ont fourni tous les aspects du rapprochement sexuel et de la copulation. Nous nous sommes rendu compte que les descriptions générales classiques concernant l'acceptation du mâle chez le Lapin domestique, sur lequel nous avons particulièrement travaillé, demandaient un complément indispensable dans l'observation individuelle de chaque couple et de chaque partenaire ; il existe de grandes variations individuelles dans la conduite du Lapin dont il faut tenir grand compte dans l'interprétation des résultats obtenus expérimentalement au cours d'une recherche.

Les deux partenaires ayant pris contact entre eux par des jeux, des caresses ou des luttes, selon les cas, la femelle finit par prendre une posture tout à fait définie pour l'espèce, permettant l'intromission au mâle. Ce résultat final constitue la réalisation d'une réaction sensitivomotrice fort compliquée, spécifique pour chaque espèce et soumise au contrôle précis d'un certain nombre de facteurs ainsi que nous le verrons plus bas, et non point une attitude simplement passive de la femelle, ainsi que se l'imaginent volontiers ceux qui n'ont point travaillé sur une espèce définie, même une espèce de laboratoire. Les travaux de Walton ont démontré clairement que la posture que prennent les deux partenaires dépend étroitement de la conformation anatomique des organes externes. Le nombre d'acceptations successives de la femelle varie grandement selon les espèces, mais il arrive un moment où elle refusera obstinément le mâle, à la suite d'un changement survenu dans le contrôle exercé par l'ovaire.

Dans le comportement sexuel du mâle, dans la façon dont il se signale à l'attention de la femelle, dans l'exécution des gestes précédant la copulation, jouent tout un ensemble de caractères extérieurs appelés caractères sexuels secondaires, dont l'apparition est conditionnée par la sécrétion interne de la glande interstitielle du testicule, fait mis à jour par les travaux de Bouin et Ancel que nous avons rappelés dans l'historique et dont la portée générale

n'est plus mise en doute aujourd'hui. Cette glande semble élaborer son produit de sécrétion de façon continue à partir de la période de la puberté. Il existe cependant des exceptions notables chez des mâles ayant une activité sexuelle périodique allant de pair avec les saisons, en particulier chez les Mammifères hibernants, dont la reproduction a fait l'objet des travaux particulièrement fouillés de Robert Courrier (1927).

La femelle de son côté, lors de la période des chaleurs ou du rut, se trouve à un stade tout à fait défini du cycle ovarien : ainsi que l'ont démontré d'innombrables travaux dont nous ne citerons que les initiateurs, Allen et Doisy, Evans et Long, Courrier, Marshall, l'œstrus de la femelle correspond au moment où le follicule atteint sa maturité et est prêt à éclater. Les travaux des auteurs que nous venons de citer ont démontré, sur les espèces de laboratoire, que les manifestations du rut sont dues à une sécrétion interne contenue dans le follicule de De Graaf, découverte qui a mené elle-même à l'établissement d'un groupe très vaste de substances, les œstrogènes, dont nous reparlerons plus bas.

GESTATION ET COMPORTEMENT MATERNEL

Dans l'immense majorité des espèces de Mammifères, le follicule mûr se rompt spontanément (ovulation spontanée), qu'il y ait eu accouplement ou non ; le corps jaune, nouveau parenchyme glandulaire, se développe et le rut s'éteint. On passe ainsi au stade du post-œstrus qui se prolonge en di-œstrus et lorsque ce dernier est de longue durée on le dénomme anœstrus. L'œstrus, passé, la femelle n'attire plus le mâle et refuse généralement ses approches. Chez un petit nombre de Mammifères, le follicule ne se rompt qu'après le rapprochement sexuel (ovulation provoquée : Lapin, Furet, Chat) ; la femelle reste en œstrus pendant des durées assez longues jusqu'au moment où une copulation déclenche la rupture folliculaire et suscite l'apparition du corps jaune qui inaugure la période du post-œstrus.

Lorsque la copulation a eu lieu, deux possibilités peuvent se présenter : si pour une raison quelconque, spontanée ou expérimentale, il n'y a pas eu fécondation, il survient un état spécial du post-œstrus qu'on désigne sous le terme de pseudo-grossesse. Ce vocable créé par J. P. Hill et O'Donoghue à la suite de leurs travaux sur les marsupiaux, a acquis droit de cité pour l'ensemble des Mammifères, lorsque un corps jaune floride succède à un rapprochement sexuel sans fécondation. Cet état est particulièrement intéressant pour l'investigation de l'endocrinologie de la femelle, puisqu'il permet d'étudier, à l'état pour ainsi dire pur, la sécrétion interne du corps jaune. Bouin et Ancel ont pu en défricher les principes fondamentaux en mettant en œuvre la technique expérimentale de la pseudo-grossesse chez la Lapine à la suite d'un rapprochement sexuel réalisé avec un mâle aux canaux déférents ligaturés, donc puissant, mais stérile. La pseudo-grossesse chez la Lapine constitue, ainsi que

nous le démontrerons plus loin, un objet de choix pour l'analyse expérimentale des régulations hormonales des conduites sexuelles chez la femelle.

Après copulation une deuxième éventualité peut se réaliser, celle qui après l'insémination aboutit à la fusion des gamètes, à la fécondation, au développement de l'œuf fécondé et à l'insertion de l'embryon sur la paroi utérine grâce à l'édification d'un placenta, (faute de place et aussi de compétence nous ne traiterons point le cas des Mammifères ovipares, ni des aplacentaires). La grossesse s'installe et avec elle un équilibre endocrinien extrêmement complexe qui détermine un état spécial du milieu intérieur de la femelle, l'état gestatif. Dans la généralité des cas le corps jaune de grossesse qui est un corps jaune de pseudo-grossesse notablement prolongé, contrôle, non seulement les phénomènes préparatoires à la nidation de l'œuf, mais aussi l'évolution normale de toute la gravidité pendant une durée variable selon les espèces (consulter sur la gestation le livre classique de Courrier, l'ouvrage de Marshall, celui de Asdell, le rapport de Mayer et nos propres travaux). Il apparaît à l'heure actuelle que la biologie du corps jaune comporte comme fonction la plus générale la préparation puis le contrôle de la grossesse, d'où le terme de corps progestatif que certains auteurs, tel Dubreuil, ont tenté d'introduire récemment. Le corps jaune de grossesse dure plus longtemps que celui de pseudo-grossesse; d'où la question posée par Halban, il y a cinquante ans : « Comment le corps jaune sait-il qu'il y a grossesse? » De nombreuses expériences, faites selon les techniques expérimentales les plus diverses par différents auteurs et sur des Mammifères variés, permettent de conclure que c'est le placenta inséré sur la paroi utérine qui, dans l'immense généralité des cas est responsable d'un état particulier de l'ovaire désigné sous le terme d'état gestatif. Les corps jaunes sont maintenus, le mûrissement des follicules de De Graaf est suspendu, et l'équilibre endocrinien réalisé par l'ovaire se traduit par des images tout à fait définies au niveau du tractus génital. L'état gestatif de l'ovaire contrôle le déroulement normal de la grossesse et il se traduit par une conduite très particulière de la femelle pendant la gravidité. En général la femelle refuse le mâle, ce qui ne signifie point que l'ovaire est au repos; en réalité son travail endocrinien est extrêmement actif et réalise un équilibre précis entre le corps jaune de grossesse, l'appareil folliculaire et les autres glandes endocrines de l'organisme. Dans l'état actuel des recherches encore en pleine évolution, il n'est pas prématuré de dire que le placenta, édifié par l'embryon, constitue la cause initiale des transformations profondes du système endocrinien de la mère et dont, dans l'immense généralité des cas, le corps jaune de l'ovaire est la cheville ouvrière.

A l'approche du terme de la grossesse, dont la durée est éminemment variable selon les espèces, l'équilibre endocrinien de la mère est entièrement modifié, en un laps de temps relativement court précédant la parturition ; à ce moment, toute la conduite de la femelle change ; elle se manifeste par des activités tout à fait spécifiques dont l'ensemble constitue le comportement maternel. Une des manifestations les plus étonnantes est la construction du nid, la nidification, qui dans sa réalisation technique revêt des aspects parti-

culiers, surprenants selon le mode de vie d'une espèce et avec des différences très notables entre espèces très voisines. Le comportement maternel constitue un des aspects les plus spécifiques, les plus invétérés et les plus immuables de l'instinct de reproduction d'une espèce donnée. Le naturaliste, comme le laïc, restent confondus par le savoir-faire inné des Mammifères dans la construction du nid ou l'aménagement du terrier, dont l'élégante solution des problèmes posés par le matériel de construction et l'adaptation aux différents milieux atteint un degré de perfectionnement au moins aussi grand que celui, mieux connu et plus souvent vanté, des oiseaux (Voir à ce sujet l'article de Wunder). Pour le biologiste expérimentateur cette activité instinctive par excellence constitue un objet de choix pour étudier certaines régulations neurohormonales dont nous donnons des exemples concrets plus loin.

Le nid étant construit, la parturition a lieu. Le déterminisme physiologique du processus neuromusculaire des contractions utérines expulsant le fruit mûr est loin d'être élucidé. On sait cependant que lui aussi dépend de facteurs internes dont le principal paraît être, à l'origine, le vieillissement du placenta qui entraîne des modifications humorales dont les répercussions mettent en jeu le mécanisme nerveux déclenchant les contractions utérines qui expulsent le fruit mûr. La pose que prend la femelle lors de la mise-bas, la façon dont elle ouvre les membranes entourant le nouveau-né et dont elle sectionne les vaisseaux ombilicaux constituent également des actes instinctifs, non appris, spécifiques.

Les nouveau-nés étant au monde, la mère leur donne des soins, particuliers à chaque espèce, et il s'établit entre la portée et la femelle au post-partum des relations tout à fait précises qui permettent aux nourrissons d'atteindre les mamelons et de déclencher, par la succion, la vidange des acini glandulaires où la montée laiteuse a déjà eu lieu (Cf. Prechtl et Schleidt). Le comportement instinctif des nouveau-nés ainsi que celui de la mère doivent se coapter parfaitement pour que s'installe l'allaitement qui est l'aboutissant de toute une série de processus préparatoires que la glande mammaire a parcourus avant de pouvoir remplir sa fonction physiologique : la sécrétion du lait.

Pour la compréhension de la physiologie mammaire, il convient de distinguer plusieurs phases dans l'évolution de la glande. Les premiers stades du développement morphologique du parenchyme se réalisent progressivement, chez la femelle, aux différentes époques de son activité sexuelle. Il est aujourd'hui bien établi, après cinquante ans de travail acharné des biologistes et des éleveurs, que les hormones ovariennes, folliculine d'abord, corps jaune ensuite, constituent les facteurs indispensables de la morphogenèse du parenchyme glandulaire de la mamelle. Celle-ci n'atteint son développement complet que pendant la grossesse, et sous l'action de toutes les sécrétions internes dont l'ensemble conditionne l'endocrinologie de la gestation. Les acini ne pourront sécréter leur produit spécifique, le lait, que dans une nouvelle phase, celle de la lactation proprement dite, dans le déclenchement de laquelle une hormone du lobe antérieur de l'hypophyse, la prolactine, joue

un rôle absolument essentiel (fig. 25-26). La montée laiteuse ayant eu lieu, une période d'entretien de la lactation s'installe, variable selon chaque espèce, et dont la phase terminale va de pair avec le sevrage des petits. L'ensemble des stades successifs parcourus par la glande mammaire constitue le mécanisme physiologique de la lactation, dont les facteurs de régulation, les uns hormonaux, les autres nerveux varient à leur tour dans leur multiplicité et leurs corrélations, selon les étapes physiologiques de la femelle et selon les espèces (fig. 2 et fig. 27). Nous nous permettons de renvoyer le lecteur s'intéressant à ce problème capital, aux revues générales que nous avons publiées avec Gaston Mayer, au chapitre de Folley dans le manuel de Marshall et aux comptes rendus d'un colloque international sur le mécanisme physiologique de la lactation au cours duquel ont été discutés les aspects multiples du processus de l'allaitement.

Une conduite sexuelle surprenante interfère chez beaucoup de Mammifères avec la parturition et la montée laiteuse, c'est l'œstrus post-partum, dû à une reprise extrêmement rapide de l'appareil folliculaire et au mûrissement des follicules quelques heures avant l'accouchement. Dans un certain nombre d'espèces, ces ruptures aboutissent à un corps jaune de lactation. L'avenir montrera dans quelle mesure la reprise de l'appareil folliculaire concourt au déclenchement de la mise-bas. La conduite que présente la femelle en étant disposée à accepter le mâle au moment même où elle accouche est pour le moins paradoxale, puisqu'elle ramène à un moment inopportun le mâle dans le voisinage de la portée, et que les grossesses dues aux résultats de la copulation à ce moment, ont dans beaucoup d'espèces une évolution défavorable. Envisagé sous l'angle anthropomorphique et téléologique, le rut post-partum qui existe dans de nombreuses espèces reste difficile à interpréter comme manifestation de l'instinct reproducteur.

L'ensemble des travaux sur la lactation ont surtout été réalisés par des biologistes spécialisés en neuroendocrinologie et de nombreux problèmes de comportement attendent encore leur solution. Une des questions rentrant dans le cadre de la psychophysiologie sensorielle est celle de savoir de quelle nature est le stimulus, constitué par la portée pour la mère, dans quelle mesure celle-ci reconnaît ses propres petits, les nouveau-nés de son espèce et les nouveau-nés tout court. On touche ainsi au chapitre de l'efficacité des soins donnés par la mère aux nouveau-nés, du pouvoir d'adoption souvent paradoxal manifesté par des femelles allaitantes, du relâchement progressif de la dépendance liant les nourrissons à la mère, problèmes passionnants sur lesquels on possède un certain nombre de descriptions pittoresques, mais peu d'interprétations physiologiques valables (Cf. les travaux de F. Frank, Kahmann et O. v. Frisch, R. et R. Menzel). Le livre de Hediger, 1954, contient un chapitre très documenté sur les soins que la mère donne à l'enfant tout en l'allaitant, en particulier en ce qui concerne la vidange des émonctoires du nouveau-né. Ajoutons que Féré, 1899, avait déjà réalisé sur une échelle très modeste des observations de ce genre.

Les petits grandissant, la mère s'en désintéresse progressivement, la

lactation tarit, et dans les espèces où il existe un corps jaune de lactation, celui-ci involue. Le mûrissement des follicules de De Graaf réapparaît avec les manifestations de la conduite du rut, période particulièrement favorable lorsque, dans les espèces de laboratoire, on désire obtenir une grossesse exactement datée. Chez d'autres Mammifères, l'arrêt de la lactation peut être suivi par un diœstrus plus ou moins long. Mais quelles que soient les modalités de la fin de la lactation, le cycle ovarien tel qu'il se déroule en dehors de la grossesse, reprendra tôt ou tard, proœstrus, œstrus, postœstrus avec ses manifestations typiques pour chaque stade dans la conduite de la femelle.

ANALYSE EXPÉRIMENTALE DES FACTEURS BIOLOGIQUES RÉGISSANT LES CONDUITES SEXUELLES

S'il n'appartient pas au biologiste d'émettre un avis sur l'essence et la téléologie de l'instinct reproducteur, du moins doit-il admettre que cet instinct se manifeste par des conduites définies, objectivement observables. Il peut, à l'heure actuelle, dépasser les résultats fournis par l'observation, en entreprenant l'analyse expérimentale des facteurs qui gouvernent ces conduites. La spécialisation dans la recherche, le perfectionnement très poussé des techniques d'investigation, la variété des modes d'interprétation des résultats, font qu'un seul chercheur n'est plus qualifié pour envisager avec toute la compétence personnelle souhaitable, tous les facteurs dont l'ensemble, se contrôlant par des corrélations simultanées, constitue les bases biologiques des manifestations de l'instinct reproducteur dans le comportement. Autant pour des nécessités de recherches que pour la clarté de l'enseignement, on se trouve obligé d'introduire des plans de clivage par une classification de ces régulations : endocriniennes, nerveuses, de l'environnement, héréditaires. Aucun de ces facteurs, successivement mis en vedette par la description analytique ne joue de rôle isolé, il est en corrélations constantes avec toutes les autres catégories, et lorsque *un facteur* se modifie, tous les *autres* réagiront en même temps. Cependant nulle expérimentation ne serait possible si on ne faisait varier une seule cause déterminée, encore heureux si l'on dispose d'un facteur expérimental suffisamment bien défini pour déclencher comme résultat final un changement nettement délimité dans la conduite sexuelle d'un Mammifère (1).

(1) Il est intéressant de noter que le gigantesque ouvrage de ABDERHALDEN, *Handbuch der Biologischen Arbeitsmethoden*, véritable corpus des techniques d'investigation en physiologie, psychophysiologie comprise, et dont la publication s'étend de 1909 à 1939 ne donne pas la moindre indication concernant des techniques de recherches sur le comportement sexuel chez les Mammifères. Il apparaît donc que ce type de travaux ne paraissait, à cette époque, ni opportun, ni nécessaire. Le grand *Handbuch der Normalen und Pathologischen Physiologie*, autre ouvrage encyclopédique de la physiologie, ne contient que quelques chapitres sommaires et peu intéressants sur la sexualité. Ce n'est donc qu'à partir des années 1935, que les travaux sur les bases biologiques des conduites sexuelles acquièrent progressivement droit de cité en biologie expérimentale.

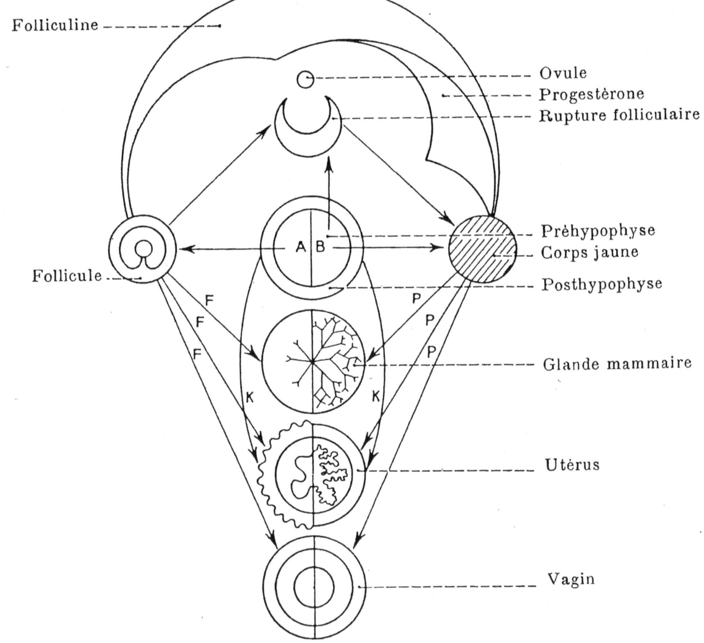


FIG. 2. — Diagramme schématisant les corrélations endocrines de l'ovaire, en dehors de la grossesse (d'après MAYER et KLEIN, 1948). L'hypophyse est représentée par deux cercles concentriques au centre de la figure, l'intérieur la préhypophyse, l'extérieur la post-hypophyse. — La préhypophyse par son facteur A suscite le développement folliculaire, par son facteur B la rupture des follicules et leur transformation en corps jaunes.

Lorsque le corps jaune manifeste son action sur les différents récepteurs, la secrétion de la progestérone est toujours associée à un certain taux de folliculine. Cette corrélation est représentée dans la partie supérieure de la figure.

Les récepteurs, ou organes réactionnels, des hormones ovariennes sont : la glande mammaire, l'utérus, le vagin. Chacune des deux hormones ovariennes suscite des modifications caractéristiques au niveau de chaque récepteur et spécifiques selon l'espèce envisagée.

L'action sur la muqueuse utérine est très nette chez la Lapine (cf. figures 3 et 4); celle sur la muqueuse vaginale est très typique chez le Rat (cf. figures 5, 6).

Chez la Lapine, il existe de plus une réaction caractéristique du muscle utérin à la post-hypophyse (flèche K) : Réaction de Knaus (cf. figures 7, 8).

Au niveau de la glande mammaire, l'hormone folliculaire provoque un début de développement morphogénétique qui ne continue et n'atteint son degré complet que sous l'action du corps jaune. Il convient d'ajouter à ce diagramme les remarques suivantes : les fonctions endocrines de l'ovaire n'ont été représentées ici que dans leurs corrélations avec la préhypophyse; mais l'ovaire est en corrélation également avec les autres glandes du système endocrinien. On n'a point marqué non plus les corrélations entre le système endocrinien et le système nerveux. Ce diagramme déjà complexe ne tient compte que d'un petit nombre d'interactions entre les sécrétions internes de l'ovaire et la préhypophyse et non point de l'ensemble des facteurs dont le résultat final devient manifeste au niveau des organes réactionnels. Il convient de replacer ce diagramme dans l'ensemble du diagramme terminal (figure 28) pour se rendre compte qu'un facteur hormonal quel qu'il soit n'agit jamais isolément dans les régulations de la sphère génitale et du comportement sexuel.

RÉGULATIONS ENDOCRINIENNES

L'endocrinologie, une des pousses les plus jeunes de la biologie expérimentale, a mis entre les mains du chercheur des moyens puissants permettant d'analyser les bases biologiques des manifestations de l'instinct reproducteur. Un nombre incommensurable de travaux, réalisés au cours des cinquante dernières années ont mis en vedette le rôle des sécrétions internes des gonades, soit seules, soit en corrélation avec les autres glandes endocrines, dans leurs

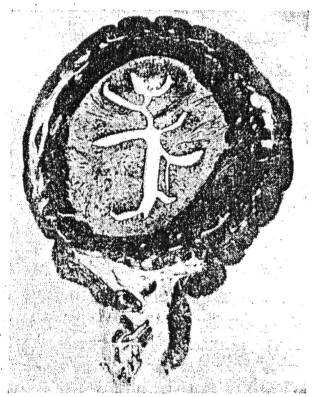


Fig. 3. — Coupe transversale d'utérus de Lapine, pendant la période du rut. Remarquer la forme des bourrelets de la muqueuse.

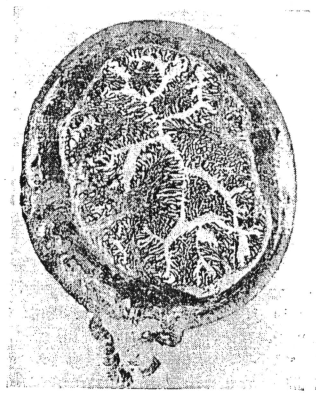


Fig. 4. — Utérus du même animal, sous l'influence de l'hormone du corps jaune. Remarquer la muqueuse utérine profondément découpée, image désormais classique sous le vocable de dentelle endométrale de Bouin et Ancel. — La comparaison de la figure 4 et de la figure 3 fait apparaître la précision d'un test morphologique de l'hormone lutéinique.

répercussions sur la sphère génitale. Nous en avons déjà donné quelques aperçus dans les paragraphes précédents.

La méthode d'ablation des gonades, suivie de la méthode de substitution par des hormones actives, pratiquées sur les animaux domestiques ou sur les espèces de laboratoire, ont permis de préciser des changements dans la conduite sexuelle chez les castrats et ont permis aussi de mettre au point un certain nombre de tests morphologiques extrêmement précis rendant compte des modifications survenues dans l'équilibre endocrinien. Les transformations morphologiques constituent un groupe de tests extrêmement sûrs permettant de juger en toute sécurité des modifications intervenues

entre le point de départ d'une expérience et son point d'arrivée. Depuis l'iso-

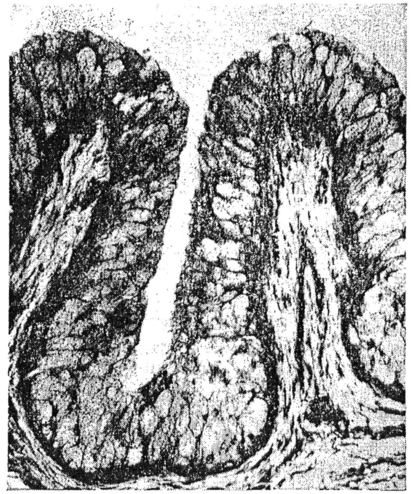


Fig. 5. — Muqueuse vaginale d'une Rate sous l'influence d'un corps jaune fonctionnel; épithélium cubique et mucipare.

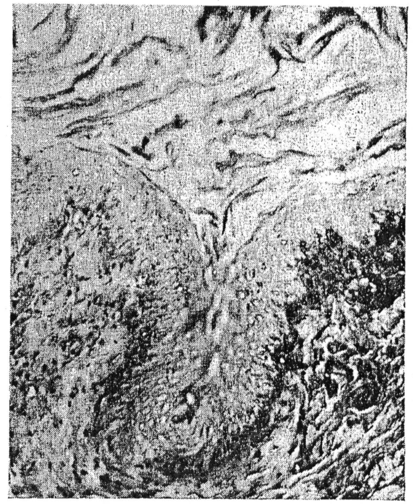


Fig. 6. — Muqueuse vaginale du même animal à la fin d'une expérience au cours de laquelle l'équilibre endocrinien réalisé par l'ovaire gestatif a été rompu : épithélium pavimenteux stratifié, kératinisé, image classique de l'acmé du rut. La comparaison des figures 5 et 6 montre la précision des tests morphologiques au début et à la fin d'une expérience permettant de juger les modifications survenues dans l'équilibre endocrinien.

lement de substances diverses, puissamment actives dans la sphère génitale, l'expérimentateur dispose d'une gamme très étendue de corps à actions pharmacodynamiques complexes, susceptibles de modifier en un court laps de temps la conduite sexuelle chez un animal d'une espèce donnée. L'administration de ces corps est tellement aisée que, depuis une quinzaine d'années,

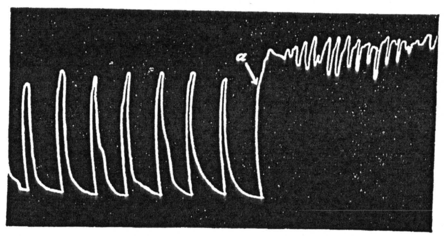


Fig. 7. — Réaction de Knaus négative d'un muscle utérin de Lapine, in vitro : l'hormone post-hypophysaire administrée (*a*) déclanche une hypertonie du muscle utérin : cette réponse permet de conclure à l'absence d'hormone lutéinique, 3 jours après cautérisation de tous les corps jaunes de l'ovaire.

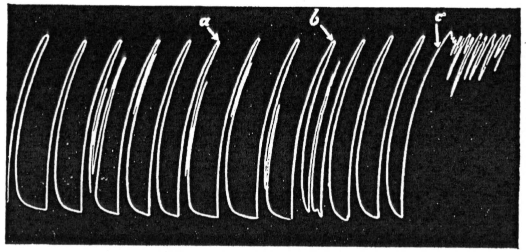


FIG. 8. — Réaction de Knaus positive. Tracé des contractions d'un muscle utérin de Lapine, in vitro. L'administration d'hormone post-hypophysaire (*a* et *b*) reste sans effet sur les contractions spontanées. L'administration d'histamine (*c*) montre que le muscle est apte à se mettre en hypertonie sous l'action d'autres substances. Ce tracé permet de conclure à l'activité d'hormone lutéinique circulant dans l'organisme. Il provient d'un animal chez lequel on avait enlevé opératoirement les fœtus, les placentas restant insérés sur la paroi utérine (voir figure 11); l'équilibre de l'ovaire gestatif n'a point été troublé, les corps jaunes sont restés fonctionnels.



FIG. 9. — Syncytium épais bordant la muqueuse utérine d'une lapine, 21 jours après l'insémination. L'animal était porteur d'une grossesse uni latérale expérimentale, on a pratiqué l'ablation des embryons au 16e jour, les placentas sont restés insérés, les ovaires restés en place. La grossesse a continué, à tous les points de vue, en l'absence des fœtus.

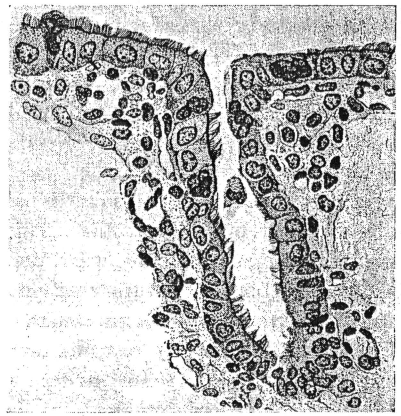


FIG. 10. — Bordure épithéliale de la muqueuse utérine d'une lapine, 21 jours après l'insémination et 6 jours après l'enlèvement de *toute* la corne utérine gravide d'une grossesse unilatérale, les ovaires restant en place. Cellules bien individualisées (et non pas un syncytium), témoin morphologique de la rupture de l'équilibre hormonal de l'état gestatif de l'ovaire. On trouvera dans le texte la description du comportement des femelles à la suite de telles interventions. La comparaison des figures 10 et 9 permet d'apprécier la précision des tests morphologiques signant des modifications de l'équilibre hormonal qui à leur tour déclanche des modifications de comportement.

une marée montante de travaux porte sur l'effet des hormones dans les divers comportements, travaux de valeur très inégale et de mérites divers, parmi lesquels le temps opèrera un tri. Nous ne donnerons ici qu'un choix d'exemples

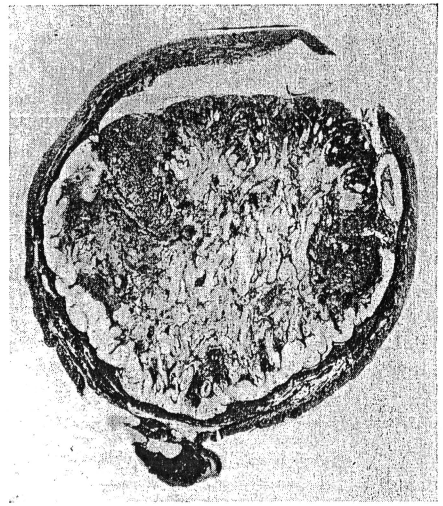


FIG. 11. — Coupe d'une chambre ovulaire d'une lapine, 21 jours après l'insémination et 5 jours après l'enlèvement des embryons. On voit encore la trace de l'incision utérine en haut à droite. Le placenta est resté parfaitement inséré sur la paroi utérine. Le test morphologique de cette expérience se trouve représenté sur la figure 9, le test pharmacologique sur la figure 8, le comportement de tels animaux est décrit dans le texte.

typiques démontrant la puissance des facteurs hormonaux dans les manifestations de l'instinct reproducteur, et nous analyserons un petit nombre de cas démonstratifs choisis dans nos propres recherches, réalisées sur le Lapin domestique et sur le Rat blanc.

Nous voudrions rappeler très brièvement la nomenclature et les caractéristiques biologiques d'un certain nombre de ces substances actives, résumé à l'usage des participants du colloque n'ayant pas l'habitude du jargon hormonologique (consulter de plus les traités d'hormonologie récents de plus en plus nombreux, et plus particulièrement les publications de Courrier et le livre de Burrows).

Les hormones élaborées par l'ovaire se distinguent en deux catégories, différenciées autant par leur formule chimique que par leur activité physiologique : 1° la folliculine qui fut découverte dans le liquide contenu dans le follicule de De Graaf, et dont le taux passe par un maximum au moment où le follicule atteint sa maturité. Cette hormone détermine des modifications très particulières au niveau du tractus génital de la femelle et à ce stade l'animal est en rut, conduite que nous avons caractérisée plus haut.

2° La progestérone, élaborée spécifiquement par le corps jaune, déterminant des réactions tout à fait particulières au niveau des organes réactionnels en vue de la grossesse ; à ce stade, l'animal refuse le mâle et lorsqu'il y a grossesse, à l'approche du part, survient le comportement maternel que nous avons caractérisé plus haut.

On a progressivement démontré, en particulier Courrier et ses collaborateurs, qu'il existe entre ces deux hormones ovariennes des relations tout à fait précises de synergie et d'antagonisme se manifestant au niveau des organes réactionnels.

On a découvert de plus toute une gamme de substances, ayant des activités semblables ou identiques à celles de la folliculine, substances qu'on désigne aujourd'hui sous le terme d'œstrogènes; ces corps sont élaborés non seulement dans l'ovaire, mais dans d'autres

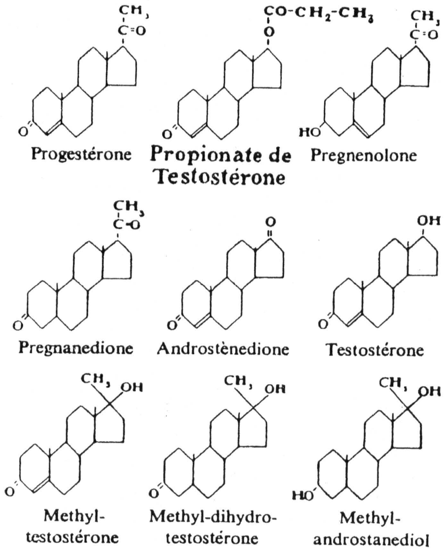


FIG. 12. — Tableau montrant l'étroite parenté entre les formules chimiques de différentes hormones de la femelle et du mâle et de diverses substances hormonomimétiques, parenté susceptible de faire comprendre les actions multiples de ces corps sur les différents récepteurs dans les deux sexes (KLEIN et PARKES, 1937).

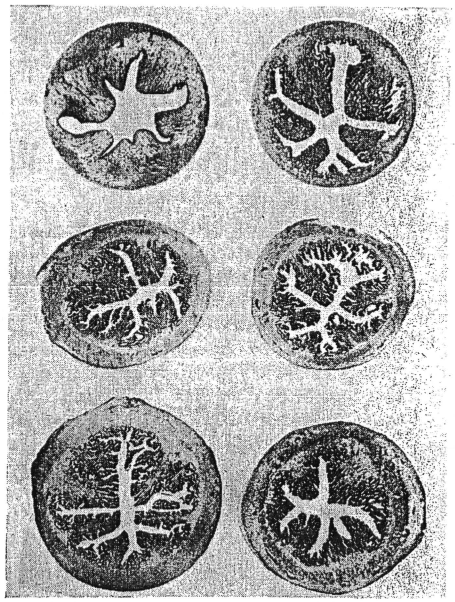


FIG. 13. — Action progestative d'un certain nombre de substances androgènes portées sur la figure 12. La muqueuse utérine en haut à gauche, sert de témoin. Les cinq autres pièces, présentant toutes une dentelle endométrale, proviennent de lapines injectées chacune d'une des substances inscrites sur la tableau de la figure 12.

glandes à sécrétions internes, comme le cortex de la surrénale, et même dans certaines circonstances dans la glande interstitielle du testicule. On a réussi successivement la cristallisation des hormones œstrogènes extraites de ces glandes et leur synthèse chimique, on

a préparé ensuite toute une série de corps ayant des constitutions chimiques variables, n'existant jamais à l'état naturel dans les organismes, mais ayant néanmoins certaines ou toutes les actions caractéristiques des substances œstrogènes naturelles. Quelle que soit leur formule chimique, quelle que soit leur origine physiologique ou artificielle, la dénomination même de ces produits implique la notion d'œstrus, c'est-à-dire le comportement particulier de la femelle à la période des chaleurs. Mais en fait le terme œstrogène a pris progressivement un sens moins précis et moins conforme à son étymologie, puisqu'il désigne à l'heure actuelle des substances ayant certaines caractéristiques décelables par des dosages physicochimiques, ou ayant le pouvoir de déterminer des réactions cytologiques définies au niveau des muqueuses génitales dans certaines espèces.

En ce qui concerne la progestérone, il existe également d'autres substances capables de reproduire tout ou une partie de l'activité physiologique de cette hormone : certaines substances extraites du cortex surrénalien, les hormones mâles et leurs dérivés synthétiques, Ces corps sont désignés sous le terme de substances progestéromimétiques ou bien progestatives, ce qui signifie « en vue de la gestation ».

En ce qui concerne les hormones mâles, il est bien établi que la substance active élaborée fonctionnellement par la glande interstitielle du testicule est la testostérone. Là encore il est apparu que d'autres substances naturelles ou synthétiques sont susceptibles d'avoir des actions semblables ou identiques à celles de l'hormone testiculaire. On les appelle androgènes, c'est-à-dire génératrices de masculinité, responsables des caractères sexuels secondaires et du comportement sexuel du mâle. Certains corps extraits du cortex surrénalien, certaines substances progestatives et même certains œstrogènes peuvent avoir, à des taux définis, une action androgène.

Parmi les trois catégories de corps à actions hormonales, nombreux sont ceux qui peuvent avoir des effets multiples et polyvalents; certains androgènes agissent comme œstrogènes et comme substances progestatives selon les doses employées et selon les différents effecteurs hormonaux. Il apparaît donc qu'on ne peut plus, en toute sécurité, parler d'hormones mâles ou d'hormones femelles, de substances masculinisantes ou de substances féminisantes, au sens propre.

L'effet terminal d'une substance donnée demande toujours une analyse fouillée selon les récepteurs envisagés, avant qu'on ne puisse lui donner un qualificatif sexuel défini.

Ces indications extrêmement élémentaires d'endocrinologie sexuelle risquent de paraître complexes aux non spécialistes. Nous avons jugé utile de les donner pour la compréhension de la suite de notre exposé.

Le Lapin domestique constitue un véritable objet de choix ; ses caractéristiques physiologiques et morphologiques sont parfaitement connues à l'heure actuelle, grâce aux travaux des endocrinologistes français et anglais. Cependant le comportement sexuel de cette espèce n'avait guère été étudié expérimentalement avant les travaux que nous poursuivons, Gaston Mayer et moi-même, depuis plus de dix ans. Dans les conditions physiologiques, lorsque les follicules sont mûrs, la femelle accepte le mâle à de nombreuses reprises et les deux partenaires prennent une pose tout à fait caractéristique de l'espèce. On peut assister à tous les jeux précédant le coït, observer le nombre d'approches du mâle et le nombre d'acceptations de la femelle. La rupture folliculaire n'a lieu qu'après la copulation, la ponte est donc provoquée. Dès que le corps jaune débute dans son développement morphologique et son activité fonctionnelle, c'est-à-dire environ vingt heures après le rapprochement sexuel, la femelle refuse énergiquement les nouvelles approches du mâle, au point que certains auteurs avaient conclu à une activité antiœstrale, fonction spécifique du corps jaune. Au cours de travaux effectués sur les facteurs lutéo-

trophiques conditionnant le maintien du corps jaune, j'avais trouvé que la durée fonctionnelle du parenchyme lutéinique pouvait être notablement prolongée en administrant aux femelles de petites doses d'œstrogènes ; dans ces circonstances, les femelles, malgré des corps jaunes actifs, présentent un comportement œstral et acceptent le mâle. Nous avons montré ensuite que de faibles doses d'œstrogène déterminent des Lapines à accepter le mâle à tous les stades du cycle ovarien et à toutes les époques de la grossesse en dépit de la présence de corps jaunes florides. On peut aussi obtenir l'acceptation du mâle chez des femelle impubères n'ayant jamais eu d'activité sexuelle, et faire réapparaître la conduite œstrale chez des femelles castrées chez lesquelles cette activité s'était éteinte.

L'acceptation du mâle déclenchée expérimentalement par de faibles doses d'œstrogènes est certainement complète, puisque chez l'animal intact, ayant les ovaires en place, de telles copulations entraînent des ruptures folliculaires et l'apparition des nouvelles générations de corps jaunes, se superposant aux corps jaunes déjà existants, pendant la pseudo-grossesse comme pendant la grossesse. Grâce à ce mode expérimental nous avons abouti à un résultat particulièrement spectaculaire : chez des femelles gravides au septième jour après un premier rapprochement sexuel, nous vidons *une* corne utérine de ses embryons par un lavage à l'eau physiologique, l'autre corne utérine reste intacte. On administre de faibles doses d'œstrogène qui déterminent les femelles à accepter le mâle en dépit des corps jaunes de grossesse florides, et en dépit de la gestation qui évolue normalement dans la corne intacte. Une nouvelle insémination a lieu avec insertion des embryons dans la corne préalablement vidée. On a donc superposé de nouvelles implantations fœtales à une grossesse déjà en route, grâce à la conduite œstrale de la femelle, induite par l'administration d'une dose déterminée d'œstrogène. On a objecté à ce type de recherches le caractère expérimental par trop éloigné des conditions naturelles. Or, par une conjonction heureuse, au moment où nous avons publié nos premiers résultats, notre collègue et ami Hediger a démontré sur son élevage de Lièvres en captivité que le comportement œstral peut survenir pendant la grossesse, puisque chez ces lièvres on constate des superfœtations. Ce phénomène connu depuis des millénaires grâce aux naturalistes et aux chasseurs, avait été formellement mis en doute par les biologistes contemporains, malgré un petit nombre d'auteurs qui défendaient son existence réelle (Voir à ce sujet les livres de Pouchet, Lataste, Marshall). La superfœtation a donc acquis de nouveau droit d'existence parmi les données scientifiques concrètes. Les zoologistes tentent actuellement d'établir l'inventaire des espèces de Mammifères chez lesquels la superfœtation existe à l'état naturel. D'autre part, les expérimentateurs cherchent à la provoquer en introduisant des modifications dans l'équilibre hormonal de la grossesse, modifications qui varieront probablement comme tous les équilibres endocriniens d'une espèce à l'autre, ainsi que l'ont montré les travaux récents de Gaston Mayer et collab. qui ont réussi à obtenir la superfœtation chez la Rate (Canivenc, Drouvillé Mayer 1953).

A la suite des résultats que nous venons de résumer, nous avons systématiquement étudié l'effet de quelques substances œstrogènes, androgènes, progestatives et hyperhémiantes, d'une part chez des femelles impubères,

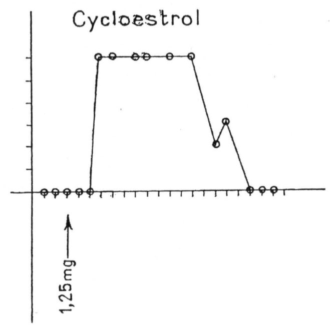


FIG. 14. — Effet d'une administration unique d'une substance œstrogène.

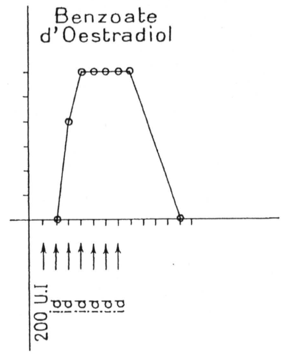


FIG. 15. — Effet d'injections journalières d'une substance œstrogène.

FIG. 14 à 18. — Représentation semi-chiffrée du comportement œstrien de Lapines castrées et hystérectomisées, après administration d'une substance donnée. — En abcisses, le nombre de jours; en ordonnées, le nombre d'acceptations de la femelle. (KLEIN et MAYER 1948, et KLEIN 1952).

d'autre part chez des lapines castrées et hystérectomisées. On vérifie préalablement pendant plusieurs jours que la femelle refuse obstinément le mâle,

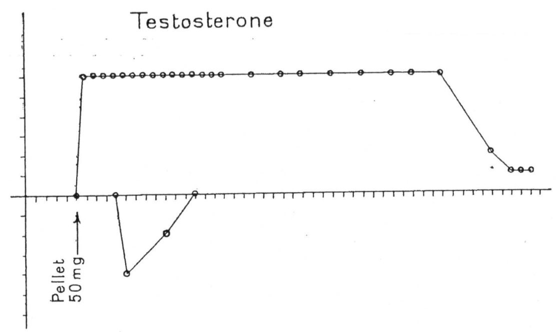


FIG. 16. — Effets de la testostérone, substance androgène. On notera que l'insertion sous-cutanée d'un comprimé de testostérone a déclanché non seulement un intense comportement œstrien pendant une période fort longue, mais aussi un comportement mâle, lorsque la femelle est mise en présence d'une autre femelle.

puis on administre la substance, on remet la femelle au mâle et on note tous les jours le rapport entre le nombre d'acceptations de la femelle et le nombre d'approches du mâle ; on peut ainsi donner une notation semi-chiffrée des résultats dont la courbe montre l'allure du comportement œstral déclenché

par une substance donnée. Les graphiques ainsi obtenus indiquent que le comportement varie selon la substance employée et aussi dans une certaine mesure selon la femelle mise en expérience. Pour le détail on voudra bien se reporter à nos travaux originaux. Quelques résultats méritent cependant d'être cités et commentés ici. L'administration de certains androgènes donne une courbe remarquable : la testostérone, sous forme de cristal en insertion sous-cutanée, entraîne un comportement œstral intense pouvant durer pendant des semaines lorsque la femelle castrée, ainsi traitée est mise au mâle. Lorsque la même femelle est en présence d'une autre femelle, elle adopte un comportement mâle typique. Il est bien établi que la testostérone et ses dérivés déterminent sur les organes réactionnels, selon les cas, des réponses soit d'androgènes soit d'œstrogènes. Quant au comportement, elle provoque un état très particulier ; la conduite de l'animal est soit du type mâle soit du type femelle, selon les incitations venues du partenaire sexuel, c'est-à-dire d'un facteur du monde environnant. On peut rappeler ici que, lorsqu'une Lapine est à l'acmé du rut naturel, les jeux sexuels peuvent présenter les mêmes ambivalences ; mais la femelle finit toujours par se mettre dans la posture caractéristique de l'acceptation du mâle.

L'administration de substances œstrogènes à des lapines impubères, encore fort éloignées de leur premier œstrus, détermine au bout de quelques jours un comportement de rut typique et complet qui aboutit chez un certain nombre de femelles à des ruptures de follicules immatures, si l'ovaire est déjà suffisamment développé. On est donc en droit de dire que les œstrogènes chez une telle femelle provoquent une conduite sexuelle innée, non apprise et fort complexe, bien avant l'époque de son apparition physiologique normale.

Toutes ces expériences permettent de conclure que le comportement de la femelle peut constituer un véritable réactif pour juger de l'activité d'une substance donnée au même titre que tous les autres organes réactionnels de l'ovaire. Un problème se présente immédiatement à l'esprit : celui de savoir sous quelle forme ces substances variées sont utilisées par l'organisme, à quel niveau elles touchent le système nerveux qui à son tour déclenchera une posture aussi typique que celle de la femelle prête à accepter le mâle. Seules des recherches à venir pourront apporter des données concrètes sur ce problème capital sur lequel nous n'avons pas, à l'heure actuelle, la moindre indication précise. Ajoutons que le petit groupe d'expériences résumé ici n'est valable que chez la Lapine et dans des circonstances expérimentales parfaitement définies au départ et à l'arrivée d'une série d'administrations de substances hormonales. Le lecteur voudra bien se reporter aux mémoires d'ensemble de Beach et de Koch entre autres, pour prendre connaissance du mode d'action des divers corps actifs dans la production expérimentale de la conduite œstrale dans d'autres espèces.

Dans les conditions normales, la période qui précède immédiatement la parturition constitue un moment critique de la physiologie ovarienne et des équilibres endocriniens, ainsi que le démontre l'étude des organes réactionnels de l'ovaire. Les corps jaunes involuent et le mûrissement des follicules reprend

en peu d'heures. C'est à ce moment qu'apparaît le comportement maternel et aussi l'œstrus post-partum dont nous avons parlé plus haut. De nombreuses données de tout ordre nous manquent encore pour établir une interprétation univoque de cette époque très brève de véritable cataclysme endocrinien. Nous allons cependant essayer de pénétrer par la voie expérimentale dans ce chapitre plein d'obscurité que constitue le déroulement des conduites maternelles lors de la mise-bas.

L'hormone du corps jaune, la progestérone cristallisée, ne détermine pas par elle-même de comportement œstral chez la Lapine castrée et hystérectomisée, mais lorsqu'on interrompt l'administration de cette substance, on voit parfois survenir l'acceptation du mâle, surtout chez des castrats ayant

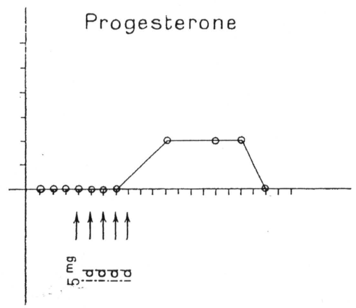


Fig. 17. — La progestérone ne déclanche pas par elle-même de comportement œstrien; celui-ci apparaît après l'arrêt de l'administration de progestérone (« *withdrawal effect* »).

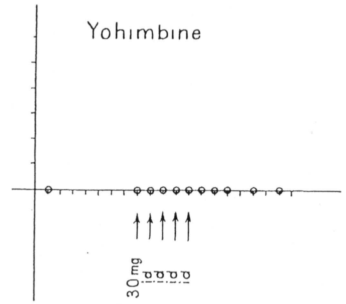


Fig. 18. — Une substance vasodilatatrice du tractus génital n'est pas capable de déclancher le comportement œstrien.

antérieurement porté. Le mécanisme de ce « withdrawal effect » est obscur ; il restera à déterminer s'il existe chez la Lapine une source d'œstrogène autre que l'ovaire ou si le système nerveux réagit par lui-même à la suppression d'une substance progestative.

Chez l'animal intact l'involution physiologique du corps jaune au terme de son activité fonctionnelle, ou la suppression expérimentale des seuls corps jaunes par le thermocautère, déclenche non seulement une maturation folliculaire avec comportement œstral (cf. fig. 7), mais un comportement maternel. Bien mieux : lorsque pendant la grossesse on supprime tout l'utérus gravide, les ovaires restant en place, les corps jaunes involuent, le mûrissement folliculaire reprend (cf. fig. 10), c'est-à-dire l'état gestatif cesse sans retard, et dans ces conditions la femelle présente simultanément un comportement œstral et maternel. Elle construit un nid, s'assoit dessus et attend une portée qui n'existe plus, tout l'utérus gravide ayant été enlevé opératoirement. Enfin lors de l'accouchement normal, l'état gestatif de l'ovaire étant arrivé à son terme, la Lapine présente à la fois le comportement maternel et œstral, phénomène assez paradoxal, si on admet une direction téléologique dans ces conduites

compliquées. La femelle accepte le mâle et de nouvelles fécondations avec insertion peuvent avoir lieu. Mais, ainsi que Hammond l'a signalé, il y a fort longtemps, l'avenir de ces gestations post-partum est fort médiocre, les ressources de l'organisme maternel étant entièrement drainées vers la lactation. Nous avons pu montrer, Gaston Mayer et moi-même que les deux phénomènes, allaitement et préparation à la nidation de la grossesse post-partum, peuvent être harmonisés chez la femelle par l'administration de très petites doses d'œstrogène, quantités qui font défaut après l'œstrus post-partum à cause de la lactation.

Le comportement maternel de la Lapine domestique est tout à fait typique pour l'espèce : elle construit avec des brindilles un nid qu'elle tapisse d'un duvet très fin provenant de poils qu'elle arrache dans des régions définies du pelage. Mais la qualité du nid et des soins donnés à la portée varie notablement d'une femelle à l'autre et aussi selon le nombre de grossesses qu'elle a eues antérieurement. Ce phénomène est connu de tous les éleveurs et Hammond a apporté dans ses travaux de nombreuses indications sur le rendement de certaines souches de Lapins. Tout récemment un groupe d'auteurs américains, Sawin et collaborateurs viennent de reprendre cette question : ils procèdent par des méthodes d'observation et de statistique en classant par degrés la qualité de la confection du nid et les soins donnés par la mère à la portée ; on est cependant surpris par les interprétations que les auteurs donnent concernant les facteurs endocriniens gouvernant la reproduction chez le Lapin domestique, alors que cinquante ans d'investigations biologiques ont apporté une moisson impressionnante de données précises sur l'endocrinologie de la gestation chez la Lapine.

A la suite des observations et des expériences que nous venons de rapporter on est en droit de se demander si, dans la détermination de la conduite de la femelle, aucun rôle ne revient à des excitations venues de la paroi utérine, distendue et immobile pendant la gestation et qui se contracte à un moment tout à fait précis pour chaque espèce, afin de chasser au dehors le produit de la grossesse, arrivé à terme. Une explication se présente immédiatement : admettre que les afférences viscérales émanées de l'utérus gravide signalent à l'organisme maternel l'approche du terme et déclenchent le comportement maternel.

Une telle interprétation n'est point valable chez la Lapine ; la déplétion partielle de l'utérus par l'exérèse chirurgicale des fœtus, les placentas restant insérés, ne modifie en rien l'état gestatif de l'ovaire ni le comportement de la femelle (cf. fig. 8, 9 et 11). Nous avons obtenu le même résultat expérimental chez le Rat blanc, le Hamster doré et d'autres auteurs l'ont retrouvé, avec des techniques différentes, chez la Souris, et même chez les Primates.

La paroi utérine elle-même ne peut donc pas être mise en cause ; nous avons repris cette question, Gaston Mayer et moi-même, en abordant le problème d'une autre façon chez le Rat blanc, où les organes réactionnels de l'équilibre hormonal de la gestation, de la parturition et du post-partum sont particulièrement démonstratifs dans leurs réponses morphologiques. Lorsque, pendant la

grossesse, on pratique une déplétion partielle ou totale des cornes utérines en incisant le muscle utérin, les fœtus dans leurs membranes sont éversés dans la

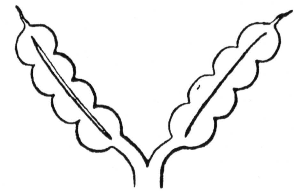


FIG. 19. — Schéma de la technique opératoire provoquant une déplétion de la distension utérine, par des incisions des cornes utérines gravides libérant les fœtus entourés de leurs enveloppes. La grossesse continue à évoluer, il n'apparaît point de comportement maternel.

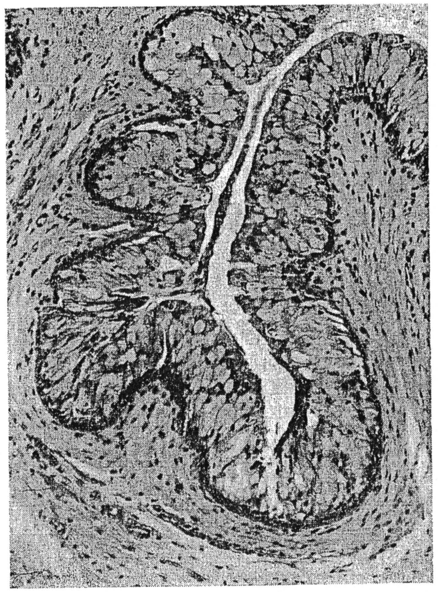


FIG. 20. — Muqueuse vaginale d'une femelle opérée suivant le schéma de la figure 19. Epithélium entièrement mucifié, démontrant le maintien de l'état gestatif de l'ovaire.

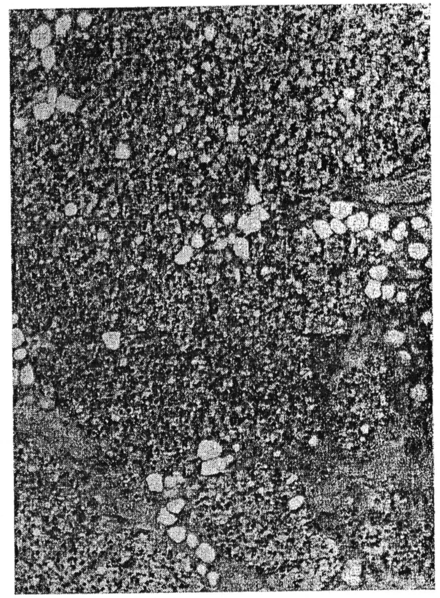


FIG. 21. — Glande mammaire d'une Rate opérée suivant le schéma de la figure 19. Acini et canaux galactophores non déplissés (les espaces clairs ne sont pas des acini, mais des cellules graisseuses). La montée laiteuse n'a pas eu lieu.

cavité péritonéale : les placentas restent insérés, rien ne bouge dans l'équilibre hormonal de l'état gestatif, la femelle ne construit point de nid, la montée laiteuse n'a pas lieu. Dans un autre groupe d'animaux, on réalise le dispositif sui-

vant : on oblitère pendant la deuxième partie de la grossesse les deux cornes utérines à l'aide de ligatures supra-vaginales. Une telle femelle retiendra sa

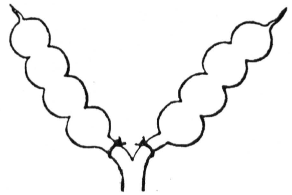


FIG. 22. — Schéma de la technique opératoire d'une expérience comportant la ligature des deux cornes utérines gravides. La parturition n'aura pas lieu, la distension mécanique de l'utérus est complètement maintenue au delà du terme; la femelle a un comportement maternel et allaite les petits d'une autre femelle.

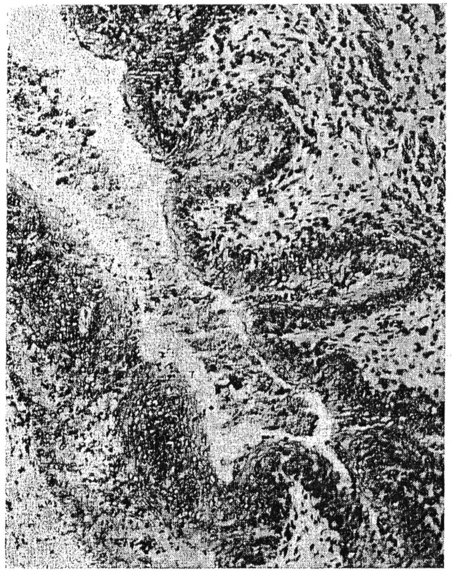


FIG. 23. — Muqueuse vaginale d'une femelle ayant subi l'opération selon le schéma de la figure 22. Epithélium pavimenteux stratifié, signe de la disparition de l'état gestatif de l'ovaire et de la reprise du cycle œstrien. Comparer avec la figure 20.



FIG. 24. — Glande mammaire d'un animal opéré suivant le schéma de la figure 22. Les acini glandulaires et les canaux galactophores sont déplissés et remplis de lait, la montée laiteuse a lieu, la femelle allaite la portée d'une autre femelle. Comparer avec la figure 21.

grossesse dans un utérus distendu et ne pourra point accoucher. Cependant à l'approche du terme, elle construit un nid dans lequel on placera la portée d'une autre femelle qui vient d'accoucher. La mère tout en ayant l'utérus entièrement

ligaturé, présentera un comportement maternel complet avec nidification, soins donnés aux petits, montée laiteuse et allaitement. Lorsqu'on sacrifie l'animal plusieurs jours après le terme prévu, on trouve l'utérus distendu par les fœtus à terme, les placentas se sont décollés, l'état gravidique de l'ovaire a disparu. Les corps jaunes de grossesse ont involué, les follicules ont éclaté déterminant un œstrus post-partum, la montée laiteuse s'est effectuée permettant l'allaitement. L'interprétation que nous proposons de ces faits expérimentaux est la suivante : les placentas à terme se sont décollés, la distension



FIG. 25. — Coupe de parenchyme mammaire ayant atteint l'apogée du développement morphogénétique sous l'action de l'équilibre endocrinien pendant la grossesse, remarquer la lumière très réduite des acini glandulaires; la glande ne fonctionne pas encore.

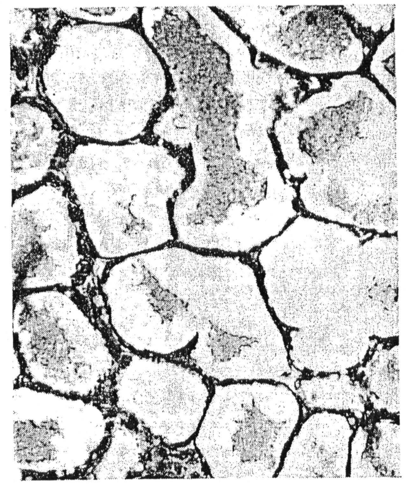


FIG. 26. — Coupe de parenchyme mammaire de Lapine en pleine activité fonctionnelle. Lors de la parturition la montée laiteuse a eu lieu sous l'action de la prolactine préhypophysaire et l'on passe au stade de l'entretien de la lactation.

de l'utérus n'a pas empêché la reprise de l'ovaire et c'est la disparition de l'état gestatif de l'ovaire qui a déterminé la conduite maternelle de la femelle continuant à porter sa grossesse retenue et morte. Nous avons cru devoir donner ces types d'expériences pour montrer à l'aide de quels tests histophysiologiques précis nous évaluons les transformations endocriniennes profondes dans des expériences qui cherchent à analyser les facteurs de régulation du comportement maternel.

Rappelons une fois de plus que de tels résultats ne sont valables que pour une espèce donnée dans des circonstances précises dont on a vérifié les éléments au départ et à l'arrivée d'une expérience. Il y a peu de doute que la construction du nid, même chez les petits rongeurs de laboratoire,

n'obéisse à des facteurs endocriniens et nerveux autres que ceux que nous venons d'analyser. Il suffit de rappeler les résultats contradictoires et difficiles à interpréter, obtenus par Nelson et Leblond sur la conduite maternelle chez la Souris blanche hypophysectomisée et castrée, mâle et femelle. Il convient aussi d'attirer l'attention sur les études particulièrement fouillées de Richter,

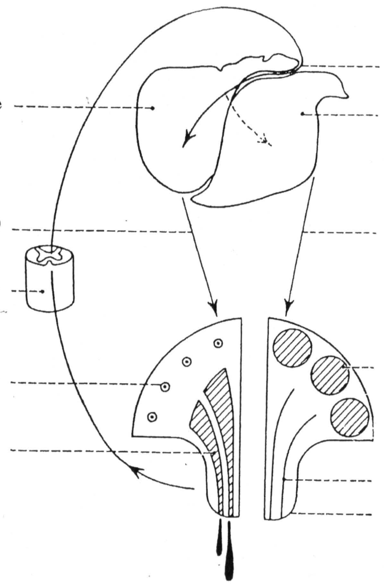


FIG. 27. — Diagramme résumant les conceptions actuelles du mécanisme neuro-endocrinien qui contrôle l'entretien de la lactation. Exemple d'un « réflexe neurohormonal ». — L'exitation d'origine mamelonnaire emprunte les voies de la moelle épinière et de la tige hypophysaire pour atteindre le complexe hypophyso-pituitaire. La posthypophyse provoque par ses hormones la déplétion des acini mammaires. La préhypophyse ou glande pituitaire élabore une autre hormone, la prolactine qui fait sécréter les acini mammaires. Ce schéma, simplifié à l'extrême, ne figure pas les corrélations unissant le complexe hypophyso-pituitaire aux centres nerveux d'une part, au système endocrinien d'autre part, corrélations qui interviennent également dans l'entretien de la lactation (MAYER et KLEIN 1948-1949).

concernant le contrôle hypophysaire de l'activité de nidification chez le Rat, pour faire apparaître toute la complexité des régulations intervenant dans le comportement maternel.

Il y a peu de doute aussi que le contrôle hormonal de la conduite pendant la gestation et lors de la mise-bas se complique singulièrement chez les animaux sauvages en liberté et en captivité. Mais les données concrètes d'observation, à plus forte raison d'expérimentation sont encore rares dans ce chapitre. Nous n'indiquons ici que deux cas particulièrement intéressants et fort paradoxaux ; celui de certaines Chauve-Souris, étudiées par Courrier et

celui des Cervidés remarquablement décrit par Prell, sur lesquels nous aurons à revenir plus loin.

Nous avons attiré l'attention, dans les paragraphes précédents, sur le rôle joué par les sécrétions internes des glandes sexuelles. Les hormones qu'elles élaborent ne constituent chacune qu'un maillon dans la chaîne des autres sécrétions internes qui sont liées entre elles par des corrélations constantes. Mais traiter de ces corrélations de façon suffisamment explicite nous mènerait trop loin. De plus, l'ensemble du système endocrinien est en relation avec le système nerveux; il en reçoit des incitations et à son tour le système endocrinien agit sur le système nerveux. Un exemple particulièrement typique est fourni par le « réflexe neurohormonal » qui règle l'entretien de la lactation. Nous y avons déjà fait allusion plus haut dans la description du comportement maternel et nous y reviendrons à propos des signaux sensoriels (pour le détail de ces régulations physiologiques, consulter Mayer et Klein 1949). Nous ne donnons ici qu'un diagramme simplifié, mais suffisamment explicite pour faire apparaître certaines corrélations neuroendocriniennes contrôlant ce processus. Nous allons à présent aborder l'étude de quelques aspects du contrôle que le système nerveux, aux différents étages de son organisation, assume dans les manifestations de l'instinct reproducteur dans les conduites sexuelles des Mammifères.

RÉGULATIONS NERVEUSES

Jusqu'à l'avènement de l'endocrinologie, aux premières années du présent siècle, toutes les manifestations de l'instinct reproducteur étaient interprétées par un déterminisme nerveux, par la mise en jeu de réflexes, dont le centre siègerait à des niveaux définis du névraxe. Dès 1871, Simpson a pratiqué l'ablation de la moelle lombaire pendant la grossesse chez la Truie, et la parturition a néanmoins eu lieu. Goltz et Ewald, en 1896 ont raccourci la moelle en supprimant les segments lombaires chez la Chienne : une telle femelle a gardé un comportement sexuel normal, a accepté le mâle, porté sa grossesse et accouché normalement. L'expérience classique de Goltz, datant de 1874, figure dans tous les manuels : cet illustre physiologiste a isolé la moelle épinière des centres supérieurs en pratiquant la section haute de la moelle chez la Chienne. La mise-bas a eu lieu et la conduite maternelle est restée normale; ce résultat fait apparaître que dans de telles circonstances expérimentales les centres supérieurs ne sont pas indispensables pour la parturition ni pour le comportement maternel.

De ces expériences déjà anciennes, on a déduit, pendant longtemps, que le contrôle nerveux, du moins celui des centres supérieurs n'était que très accessoire dans les manifestations de l'instinct reproducteur. On avait oublié, une fois de plus, qu'il ne faut jamais étendre les résultats obtenus sur une espèce par des généralisations prématurées. En réalité, le contrôle nerveux

des conduites sexuelles chez les Mammifères varie considérablement d'une espèce à l'autre, au cours des différentes activités qui assurent sa perpétuation. Dans le cadre très limité de ce rapport, il ne nous est pas possible de donner un exposé même sommaire de cet aspect biologique de l'instinct reproducteur, sous peine, en négligeant le détail des données concrètes, de fausser l'ensemble du tableau. Tout ce que nous pouvons faire avec quelque utilité, c'est d'indiquer des directions de recherches susceptibles de mener, dans un proche avenir à des interprétations satisfaisantes sur le rôle de régulateur joué par le système nerveux dans le comportement sexuel des Mammifères.

Des chercheurs, venus des horizons physiologiques les plus divers, ont tenté de localiser des centres de contrôle et des trajets de faisceaux nerveux intervenant dans les activités sexuelles, en pratiquant des ablations et des sections aux niveaux les plus différents du système nerveux central. Les expériences anciennes citées plus haut en constituent le prototype, continuées et étendues plus récemment par diverses équipes de chercheurs. Il convient de citer ici tout particulièrement l'ensemble des travaux réalisés par Philip Bard et ses collaborateurs avec des techniques opératoires, physiologiques et anatomomicroscopiques, en vue de localiser les niveaux du névraxe où se réalise le contrôle nerveux des conduites sexuelles chez la Chatte et chez certains singes. On en trouvera les résultats dans les publications originales. Cette veine d'investigations est explorée actuellement dans plusieurs centres de recherches neurophysiologiques, où elle exige la collaboration des compétences les plus variées. Ne citons ici entre autres que les recherches que mènent actuellement Mlle Bonvallet, Dell et leurs collaborateurs sur le rôle du rhinencéphale chez le Chat ainsi que celles de Hillarp et collab. sur la participation de l'aire préoptique dans le comportement sexuel chez le Rat.

Les destructions d'aires circonscrites du cortex ont retenu l'attention de neurophysiologistes réputés, au cours des dernières années. Là encore, les résultats varient notablement selon les espèces, les techniques employées et les conduites sexuelles que les auteurs se proposent d'étudier. Nous insistons expressément sur le fait qu'il n'y a aucun jugement de valeur dans le choix auquel nous sommes obligés de procéder dans la masse énorme de documents fort disparates dont on dispose à l'heure actuelle. Les travaux réalisés par Lashley sur les effets de l'ablation quantitative de cortex cérébral chez le Rat ont été systématiquement repris par Beach et par d'autres auteurs en vue de l'étude de leur répercussion sur les conduites sexuelles; on en trouvera l'exposé dans les articles généraux de Beach (surtout celui paru dans le manuel de Stevens, 1951) dans les publications de Soulairac, et on consultera avec grand bénéfice les admirables monographies de Munn sur la psychophysiologie du Rat, où sont consignés un grand nombre de résultats expérimentaux concernant les régulations nerveuses, placés sous un angle compréhensif et critique dans l'ensemble des comportements *d'une* espèce de laboratoire définie. Nous voudrions ajouter la citation d'un groupe de travaux dont le mérite n'est pas toujours reconnu à sa vraie portée, les expériences de Carlo Ceni. Ce neurologiste a, entre 1920 et 1940, étudié systématiquement des destructions

localisées du cortex cérébral chez la Chienne; selon les régions touchées, il survient des altérations du comportement sexuel et maternel que l'auteur a essayé de replacer dans une interprétation neuro-endocrinienne d'ensemble.

Une synthèse poursuivant le même but a été entreprise depuis 1945 par Beach et elle peut se résumer comme suit : Il existerait une évolution des facteurs nerveux et hormonaux chez les Mammifères allant de pair avec la place que les espèces occupent dans la hiérarchie animale. Chez les petits animaux de laboratoire (Souris, Rat, Cobaye), le contrôle hormonal serait spécialisé, étroit et indispensable. Au fur et à mesure que l'on s'élève dans l'échelle, la régulation hormonale se relâcherait et deviendrait moins spécifique; c'est le contrôle nerveux qui prendrait une place de plus en plus prédominante et de plus en plus précise. A partir du Chien et du Chat le névraxe joue un rôle décisif dans la détermination des conduites sexuelles alors que les facteurs hormonaux deviennent de moins en moins importants. Chez les Primates, et surtout chez l'Homme, le système nerveux prend une importance telle que l'équilibre hormonal ne jouerait plus qu'un rôle accessoire dans l'orientation et la réalisation des conduites. A l'intérieur même du système nerveux on pourrait suivre une ascension progressive dans la localisation des centres de conduites sexuelles, parallèlement avec la prédominance progressive du système nerveux. Il existerait un véritable processus de télencéphalisation, c'est-à-dire que si, chez le Chat, le diencéphale joue encore un rôle de premier plan, chez les Primates et chez l'Homme ce sont les centres supérieurs, et plus particulièrement le cortex cérébral, qui deviennent omnipotents. Dans ce bref résumé, nous espérons ne pas avoir trahi la pensée de l'auteur qui a consigné dans plusieurs mémoires cette vaste synthèse déjà classique dans l'enseignement. Mais une telle interprétation connaîtra le sort de toutes les théories scientifiques, et elle subira des retouches constantes avec l'acquisition de données nouvelles qui affluent sans cesse. Si, comme toutes les théories biologiques, elle devait devenir caduque, il faudrait ne pas oublier les données concrètes, en nombre impressionnant, que les recherches personnelles de Beach ont apporté à la connaissance des régulations neuroendocriniennes des conduites sexuelles.

Une ligne particulièrement intéressante de travaux tend à établir l'articulation entre le système endocrinien et le système nerveux. Un des raccords entre ces deux systèmes se trouve réalisé dans la région diencéphalohypophysaire, articulation mise à jour par de très nombreuses recherches menées avec les techniques les plus variées, sur de nombreuses espèces par des groupes de chercheurs différents. Notre collègue et ami Benoit a décrit, dans son rapport, les travaux qu'il a réalisés avec une habileté expérimentale consommée et un contrôle anatomomicroscopique poussé jusqu'au raffinement, sur la conjonction morphologique et physiologique des régulations de la conduite sexuelle chez les Oiseaux. Nous sommes beaucoup plus embarrassé pour donner une vue univoque des relations diencéphalohypophysaires chez les Mammifères, chez lesquels les résultats obtenus et leurs interprétations subissent encore toujours des flux et des reflux, sans arriver à se stabiliser (consulter le volume

cité dans la bibliographie, page 339 sous la référence 1955, Zentrale Steuerung...) Les recherches mémorables de Marshall sur le Furet, sur lesquelles nous reviendrons plus bas, ont été parmi les premières à attirer l'attention sur cette région cruciale où se rencontrent tant de processus de régulation. Les travaux de Brooks, réalisant la section expérimentale de la tige pituitaire chez la Lapine, ont démontré que cette intervention interfère lourdement avec la physiologie de l'ovaire qui se trouve bloqué et détermine une conduite sexuelle très particulière de la femelle du fait que la rupture folliculaire ne peut plus avoir lieu. Ces investigations très impressionnantes ont déjà trouvé leur place dans tous les enseignements classiques. Réussies par l'auteur, environ les années 1940, ces expériences n'ont pas été poursuivies ni fouillées par Brooks lui-même, et à l'heure actuelle leur portée générale est remise en doute par des travaux du même type réalisés sur diverses espèces par l'école de Zuckerman. Une méthode différente consiste à administrer à une espèce donnée des substances dont l'action pharmacodynamique porte électivement sur des régions déterminées du névraxe et plus particulièrement sur la région diencéphalo-hypophysaire. Des recherches extrêmement suggestives ont été réalisées par Soulairac, Desclaux et leurs collaborateurs, démontrant à l'aide de contrôles cytologiques précis, que de telles substances modifient sensiblement la conduite sexuelle chez le Rat.

Il faudrait consacrer ici une mention au rôle du système nerveux sympathique; les recherches concrètes sur ce sujet sont rares. Nous ne citerons ici que les travaux de Lucien Brouha faits en collaboration avec Bacq, démontrant que la suppression de tout contrôle nerveux sympathique de la sphère génitale, chez le cobaye, ne modifie en rien le fonctionnement des glandes sexuelles chez le mâle et chez la femelle. Ce résultat se trouve corroboré par l'introduction récente de la biopsie testiculaire dans les méthodes d'investigation clinique chez l'homme; mais l'effet des sympathectomies dans le comportement sexuel chez l'Homme dépend de tant d'autres facteurs, que l'on n'est pas en droit, à l'heure actuelle, de conclure à un rôle défini du système nerveux sympathique dans les conduites sexuelles. Cette note pessimiste peut surprendre; elle mérite d'être mise en vedette, puisque biologistes et médecins font volontiers appel à la clef passe-partout du système sympathique pour tenter d'expliquer les manifestations normales et aberrantes du comportement sexuel. Et c'est précisément sur le système sympathique comme facteur de contrôle des conduites sexuelles que nous manquons des données anatomophysiologiques et expérimentales les plus indispensables !

Si, dans les paragraphes précédents, nous avons esquissé certaines directions de recherches faisant appel à des interventions opératoires ou à des actions pharmacodynamiques susceptibles de toucher des régions définies du système nerveux cérébrospinal ou sympathique, nous allons entrer à présent dans un domaine tout différent de la neurophysiologie : celui des réflexes conditionnés. Nous voudrions, en quelques lignes, signaler les travaux, à notre avis d'une importance primordiale, que Gantt poursuit dans un laboratoire, qui porte le nom de son maître Pavlov, à Baltimore. Gantt travaille sur des chiens mâles dont il connaît à fond le tempérament et les conduites dans des circonstances parfaitement définies. La recherche devient ainsi un travail poussé aussi loin que possible sur un individu donné, méthode vantée avec raison par Pavlov (et préconisée déjà avec éloquence par Claude Bernard). Gantt conditionne les chiens à des signaux définis en vue d'étudier leurs réactions viscérales; il connaît leur comportement général, puisque les chiens sont familiers à l'observateur. Voici deux exemples parmi d'autres : Un chien présente primitivement une réaction cardio-vasculaire à un signal donné; ultérieurement, sous l'influence de l'alcool, au même signal, le chien devient le siège, outre la réaction cardio-vasculaire, d'une réaction sexuelle irrépressible. Chez un autre chien, un environnement défini, une pièce du laboratoire qui n'avait pas initialement pour cet animal la moindre signification sexuelle, déclenche une réaction des organes génitaux immédiate et définie. Ce sont de véritables névroses, expérimentalement provoquées, chez le Chien, par la mise en œuvre de réflexes conditionnés, qui au début ne concernent que la sphère viscérale extragénitale, mais qui ultérieurement avec le même signal de départ s'étendent au point de provoquer des répercussions sexuelles. Le moins qu'on puisse en dire, nous semble-t-il, est qu'une excitation sensorielle, impliquant à l'origine les régions les plus hautement différenciées du système nerveux central, aboutit, par le système nerveux autonome, d'abord à la région cardio-vasculaire et interfère ensuite dans les régulations autonomes de la sphère génitale. L'explication d'un tel résultat n'est certes pas facile et des expériences de ce type, demandant de la patience et du savoir-faire, n'abonderont probablement pas de si tôt dans les années à venir. Gantt a proposé des théories qui sont loin d'être simples ou simplistes; et là encore, quelle que soit la viabilité de ses théories, elles ne porteront pas atteinte à l'importance des faits concrets que Gantt a mis à jour. De tels travaux rentrent dans le chapitre très vaste et plein de promesses des névroses expérimentales provoquées chez l'animal, dont les résultats seront peut-être susceptibles d'être utilisés en pathologie humaine et plus particulièrement en psychopathologie sexuelle (le lecteur trouvera un exposé sur les névroses expérimentales dans une récente publication de Burckard, 1955).

Le résumé que nous venons de faire des expériences de Gantt contient à plusieurs reprises le terme de « signal sensoriel » qui nous indique qu'il nous faut à présent passer à un nouveau chapitre, celui des facteurs du monde environnant, régissant les manifestations de l'instinct reproducteur chez les Mammifères.

FACTEURS BIOLOGIQUES DU MILIEU ENVIRONNANT

Dans un bref inventaire des facteurs du monde environnant, actuellement connus, conditionnant les réalisations de l'instinct reproducteur chez les Mammifères, nous allons être amené à introduire de nouvelles subdivisions en les classant en : signaux sensoriels, facteurs climatiques, facteurs nutritionnels.

Signaux sensoriels

Le vocable que nous employons peut paraître surprenant ; il indique tout de suite que l'arrière-fond de notre exposé est formé par la théorie féconde de la « Umwelt », introduite par von Uexkull, il y a bientôt cinquante ans et dont l'influence se fait toujours vivement sentir chez les biologistes qui incluent le comportement animal dans leur champ d'investigation. Rappelons que, d'après von Uexkull, chaque espèce vit dans son monde environnant propre dans lequel il est parfaitement encastré ; les excitations sensorielles ont pour l'espèce envisagée une signification tout à fait particulière et l'animal y répond par des comportements adéquats et spécifiques. Ainsi se constitue un circuit fonctionnel « Funktionskreis » qui conditionne la façon d'être et de vivre d'une espèce donnée dans son environnement propre. Dans cette coaptation fonctionnelle étroite entre l'espèce et son milieu, on peut isoler, quoique artificiellement, le circuit fonctionnel de l'activité génitale (Geschlechtskreis), réalisant la perpétuation de l'espèce. Ce bref résumé contient une fois de plus la recommandation méthodologique fondamentale suivante: ne pas étendre le rôle joué par un signal sensoriel, ni dans son processus physiologique, ni dans sa signification fonctionnelle, d'une espèce à l'autre par des généralisations erronées.

Dans de très nombreuses espèces, l'olfaction joue un rôle de premier plan dans le déclenchement et le contrôle des conduites sexuelles, depuis la recherche des partenaires, à travers toute la succession des activités génitales, jusqu'au sevrage des nourrissons. Chez beaucoup de Mammifères se sont différenciées des glandes cutanées odoriférantes, soit dans la région génito-anale, soit dans les régions du tégument externe les plus diverses, glandes du type sudoripare ou du type sébacé. Leur fonctionnement est étroitement conditionné, (comme celui de la glande mammaire, glande cutanée hautement modifiée) par le jeu des sécrétions internes des glandes génitales. Outre les odeurs spécifiques dégagées par les glandes odoriférantes, beaucoup d'espèces possèdent des dispositifs anatomiques variés permettant de localiser les odeurs contre des objets définis et de délimiter de cette façon des pistes et des territoires. Les excréments peuvent jouer isolément ou avec le produit des glandes cutanées le rôle de vecteurs des odeurs renseignant des partenaires sexuels (consulter les ouvrages généraux d'éthologie cités plus haut comme sources, les publications de Hediger sur la délimitation des territoires par les odeurs, sur la signification sexuelle des modes d'excrétions et des matières odoriférantes dans l'attirance du partenaire ; consulter surtout les travaux expérimentaux personnels et le rapport extrêmement remarquable de Le Magnen sur l'olfaction en général et sur les signes olfactifs dans les manifestations de l'instinct reproducteur).

La vision joue dans certaines espèces un rôle fondamental. Rappelons simplement ici que le signal visuel est conditionné très souvent par le dimorphisme sexuel tout à fait spécifique à chaque espèce de Mammifère. L'attitude corporelle et la mimique jouent un rôle certain de signes et de symboles dans les jeux précédant l'acceptation du mâle et pendant la copulation (voir à ce sujet ce que nous avons dit plus haut). Toujours dans le chapitre de la vision se pose un problème intéressant : dans quelle mesure les nouveau-nés forment-ils un signal visuel pour la mère? La réponse à cette question reste en suspens et ne pourra être éclaircie que par des expériences nouvelles sur le rôle de la vue dans la lactation et sur le pouvoir d'adoption de la mère dans les différentes espèces (Cf. p. 301).

La phonation et l'audition permettent la réalisation de signaux tout à fait définis, facilitant dans certaines espèces l'appel des partenaires, signant dans d'autres la consommation de l'acte sexuel ou réalisant le contact entre les nouveau-nés et leur mère, signaux propres à chaque espèce.

La sensibilité générale, terme assez vague, recouvre tout une série de sensations particulières spécifiques qui participent chacune au contrôle de l'instinct reproducteur. Le contact corporel entre les partenaires a une signification nettement définie pour chaque espèce et il n'est pas facile pour l'observateur humain de donner un terme adéquat aux qualités sensorielles transmises. Le pelage et la fourrure jouent un rôle certain ainsi que le font ressortir de nombreuses observations sur les espèces d'élevage ou de laboratoire. Des sensations de contact tout à fait définies jouent aussi au début de la lactation, induisant les nouveau-nés à la succion et à l'entretien de la lactation.

Facteurs climatiques

L'investigation biologique des facteurs physiques du monde environnant dans leur mode d'action sur l'instinct reproducteur ont fait apparaître au cours des dernières décades des données insoupçonnées dont nous ne pouvons donner qu'une brève analyse. Les expériences, réalisées par Marshall, au cours desquelles des furets, soumis à une illumination continue présentaient un comportement œstral ininterrompu, inaugurent une nouvelle voie expérimentale qui a abouti à l'établissement du fait suivant : la membrane photoréceptrice de l'œil reçoit, outre les stimulations photiques ayant une signification sensorielle, d'autres stimulations qui, par l'intermédiaire des voies optiques et du système diencéphalohypophysaire, atteignent par un chaînon hormonal les gonades, et règlent ainsi l'activité génitale. La célèbre Croonian Lecture de Marshall, en 1936, a déjà apporté un relevé impressionnant d'observations et d'expériences, sur les facteurs de luminosité, de climat et de saison dans le déterminisme des conduites sexuelles. Les travaux que mon collègue et ami M. Benoit a présenté dans son rapport ont fourni sur ce processus une somme de résultats expérimentaux et de contrôles anatomomicroscopiques fort impressionnante, qui donne toutes les clartés désirables sur cette régulation chez les Oiseaux. Chez les Mammifères, bien du terrain reste encore à défricher dans ce chapitre avant que des conclusions générales puissent être tirées. Des

travaux récents, réalisés par Thomson sur le Furet, démontrent que la stimulation exercée par la luminosité sur l'activité génitale, nécessite l'intégrité du nerf optique et des cellules ganglionnaires de la rétine et emprunte les voies optiques habituelles. L'avenir montrera dans quelle mesure cette donnée concrète est valable pour l'ensemble des Mammifères.

A l'heure actuelle, l'expérimentateur dispose donc de techniques précises permettant d'étudier l'action sur les conduites sexuelles de la luminosité qui est elle-même un facteur climatique. Empiriquement, l'Homme a su de tout temps qu'il existait des saisons sexuelles chez les Mammifères. On trouvera des descriptions variées et pittoresques de l'influence des saisons sur les mœurs des Mammifères sauvages dans les ouvrages d'éthologie que nous avons cités comme sources de référence à l'entrée de ce rapport, et plus particulièrement dans le Brehm. Mais il reste encore un champ d'investigations immense pour établir les mécanismes concrets qui relient entre eux les facteurs climatiques et cosmiques et l'activité sexuelle. Un petit nombre de données indique combien cette corrélation doit être complexe ; voici quelques exemples déjà cités : les particularités de l'insémination chez certains hibernants comme la Chauve-Souris, étudiées par Courrier, ou encore les modalités vraiment surprenantes de la grossesse, avec une suspension temporaire, chez les Cervidés, décrites par Prell (consulter l'article de Wunder sur l'importance des travaux de Prell réalisés sur les mœurs sexuelles de nombreux Mammifères sauvages). Une autre ligne de travaux souligne l'influence des facteurs cosmiques et climatiques sur l'instinct reproducteur : c'est l'acclimatation des espèces sauvages dans les jardins zoologiques ; il survient souvent un changement notable dans la périodicité sexuelle, avec un phénomène que Hediger a appelé hypersexualité. Mais il n'y a pas que les facteurs de climat qui sont responsables de ces changements profonds ; il faut envisager aussi la transformation souvent radicale du mode d'alimentation et des facteurs de nutrition auxquels nous voudrions à présent consacrer quelques lignes.

Facteurs nutritionnels

Il va de soi que la nourriture constitue un facteur essentiel dans la réalisation de tous les actes manifestant l'instinct reproducteur. Mais comme pour beaucoup de notions paraissant évidentes, il a fallu et il faudra encore de nombreux travaux concrets pour les étayer. Chaque espèce doit, pour réaliser sa propre perpétuation, couvrir des besoins alimentaires à la fois quantitatifs et qualitatifs. L'expérience millénaire de la domestication a abouti à un certain nombre de recettes alimentaires empiriques en vue de buts utilitaires définis, recettes dont certains aspects répondent à la réalité scientifique, mais dont d'autres recèlent de véritables erreurs dans l'établissement des régimes. La physiologie de la nutrition et de l'alimentation, qui connaît depuis le début de ce siècle un essor remarquable, a apporté des données fort importantes sur les facteurs nutritionnels, les uns quantitatifs les autres qualitatifs, intervenant dans la reproduction des Mammifères. Sans pouvoir entrer dans l'examen de ce vaste problème, indiquons seulement les sources où le lecteur pourra se documenter : les travaux des directeurs des jardins zoologiques, tels Hediger ou Urbain ; les publications de biologistes, éleveurs expérimentés, tels Hammond ; enfin et surtout les comptes-rendus d'une réunion d'études intitulée : *Nutrition et Fonctions de Reproduction*, au cours de laquelle ont été évoqués tous les aspects de ce vaste problème, depuis les besoins du développement embryonnaire jusqu'aux facteurs nutritionnels réglant l'instinct sexuel chez l'Homme.

La recherche et la préhension des aliments, ainsi que le rapprochement sexuel se trouvent réglés à leur tour, chez de nombreuses espèces vivant dans des collectivités définies, par des facteurs qu'il est légitime d'appeler facteurs sociaux. Il peut survenir de véritables migrations avec des regroupements sociaux et sexuels, des compétitions pour la nourriture comme pour les faveurs d'un partenaire sexuel, des mises en réserve de nourriture les plus variées en vue des besoins alimentaires de la mère allaitante. Les chasseurs comme les éthologistes, et même les auteurs travaillant sur certaines espèces de laboratoire, ont apporté de nombreuses observations sur ces conduites complexes (citons encore une fois en plus des ouvrages généraux, les travaux de Schenkel sur le Loup, de Eibl sur le Hamster, de Soulairac sur le Rat, enfin et surtout les travaux de Zuckerman sur la vie sociale et sexuelle des Singes).

FACTEURS GÉNÉTIQUES

Les conduites sexuelles étant instinctives, c'est-à-dire innées, spécifiques pour chaque espèce, dans l'ensemble de leur déroulement comme dans le moindre détail de leur exécution, on énonce encore une vérité première en disant que les manifestations observables de l'instinct reproducteur sont réglées par les facteurs contenus dans les gamètes, c'est-à-dire les facteurs héréditaires. Mais comme pour toutes les vérités dites premières, elles sont particulièrement opaques et il est particulièrement difficile de fournir des arguments autres que ceux d'ordre théorique. Sous peine de faire éclater le cadre de ce rapport, en abordant le problème des mécanismes physiologiques de l'hérédité, et sans vouloir seulement esquisser les linéaments des théories actuellement régnantes sur les facteurs génétiques en général, sur l'importance relative du bagage chromosomial et l'influence de l'environnement dans leur réalisation, nous voudrions ici citer quelques phrases éloquentes de Sewall Wright, un des connaisseurs les plus réputés de la physiologie du gène : « en général, les chaînons reliant l'action génétique primaire et les effets observés sur des caractères morphologiques doivent être plus longs, plus ramifiés et plus hétérogènes lorsqu'on est en présence d'effets sur des produits intracellulaires. Encore bien plus indirectes sont les relations des gènes avec des modes de comportement de l'organisme dans sa totalité, bien qu'il y ait des cas de simple hérédité mendélienne. Le plus indirect de tous est le

contrôle génétique des structures extraorganiques (formes de toile d'araignée, de nids de termites, de guêpes, d'oiseaux, etc...). L'hérédité à ce niveau est réglée par la conduite héréditaire de l'organisme qui est dépendante à son tour des structures héréditaires organiques ; ces dernières sont contrôlées par le comportement cellulaire et celui-ci l'est par des éléments de constitution

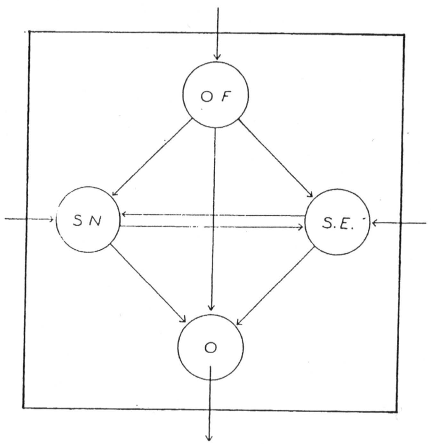


FIG. 28. — Diagramme récapitulatif de l'ensemble des facteurs et de leurs corrélations, contrôlant les manifestations de l'instinct reproducteur dans le comportement des Mammifères.

O.F. Œuf fécondé. — *S.N.* Système nerveux. — *S.E.* Système endocrinien. — *O.* Organisme dans sa totalité.

Le carré qui entoure l'ensemble de ces cercles schématise la séparation entre l'organisme et le monde environnant.

Les flèches représentent les corrélations entre les différents facteurs de régulation, isolés sur ce schéma.

L'œuf fécondé porte le double assortiment chromosomial, vecteur des facteurs génétiques; de cet œuf dérive l'ensemble de l'organisme avec ses différenciations morphologiques en systèmes, organes, tissus et leurs spécialisations physiologiques, et aussi l'ensemble de la morphologie de cet organisme et sa conduite en face du milieu environnant.

Sur l'œuf fécondé peuvent déjà s'exercer des actions du monde extérieur qui chez les Mammifères vivipares est constitué par l'organisme maternel.

A l'intérieur du système nerveux jouent les corrélations multiples et le monde extérieur agit sur ce système par des facteurs variés et en particulier par des messages sensoriels.

Le système endocrinien est constitué par des glandes, ayant toutes leur rôle spécifique mais reliées entre elles par des corrélations multiples. Le monde extérieur agit sur ce système par des facteurs nutritionnels et des facteurs climatiques. Ce schéma fait voir que l'ensemble de ces facteurs et régulations converge finalement sur l'ensemble de l'organisme qui répondra au milieu extérieur par une conduite donnée.

On notera qu'un tel schéma ne permet aucune localisation *d'un facteur unique* qui constituerait la base biologique *unique* d'*un* comportement. La modification *d'un* de ces facteurs entraîne un regroupement de *tous* les autres facteurs. C'est *l'ensemble* de tous ces facteurs, *jouant simultanément*, qui constitue la base biologique de la réalisation de ce comportement.

Il convient d'insister sur le fait que ce diagramme ne concerne point une espèce définie, mais est un essai pour rendre sensible la complexité et l'interaction des différents facteurs qui contrôlent un comportement sexuel.

cellulaire se rattachant peut-être directement à des produits du gène ». A la place du « etc... », contenu dans la parenthèse de cette citation nous pouvons ajouter, non seulement la construction des nids, si complexe chez les Mammifères, mais toutes les conduites spécifiques à chaque espèce dont l'ensemble assure sa perpétuation. Rappelons que l'explication des mécanismes de l'hérédité par le gène est, dans une large mesure, une théorie ; et s'il est vrai que l'on possède à l'heure actuelle des données physicochimiques sur la structure et le mode d'action du gène, il est d'autant plus impressionnant d'entendre

un des meilleurs connaisseurs de ce problème exprimer un avis aussi réticent. Il se passera encore de longues années avant que la chaîne de réactions esquissée par Wright ne soit concrètement établie chez les Mammifères. Peut-être, d'ici là, le problème de l'hérédité aura-t-il évolué et reposera-t-il tout entier sur de nouvelles bases.

LES MANIFESTATIONS DE L'INSTINCT REPRODUCTEUR DANS LES COMPORTEMENTS HUMAINS

Le présent colloque est consacré à l'instinct dans les comportements des espèces animales et chez l'Homme ; il convient donc de ne pas passer sous silence la situation de l'espèce humaine dans l'ensemble des problèmes posés par la corrélation entre l'instinct reproducteur et des états physiologiques définis.

Il nous faut justifier en peu de mots notre mode de présentation qui consacre à l'espèce humaine un paragraphe particulier. Nous avons exposé ailleurs notre façon de concevoir l'investigation et l'enseignement en biologie humaine et nous nous permettons de renvoyer le lecteur à cet article de méthodologie (Klein, 1951). Ce n'est pas pour des motifs spéculatifs ou à cause de jugements de valeur extrascientifiques que nous considérons l'Homme à part, mais nous invoquons des raisons proprement biologiques et méthodologiques. L'espèce humaine est, dans la réalisation de ses comportements, soumise aux mêmes régulations que les autres espèces de Mammifères ; mais ce sont des régulations spécifiques, humaines, dans un monde spécifiquement humain. En posant cette règle, on évite à l'avance l'extrapolation pure et simple, dangereuse à tous les points de vue, des données de la biologie animale à la biologie humaine ; faute d'avoir suivi cette règle, les hommes de laboratoire se sont souvent exposés à de graves déconvenues en biologie et en pathologie humaines, et inversement les médecins et les psychologues ont témoigné trop souvent, soit une confiance excessive, soit un mépris injustifié aux travaux réalisés sur les espèces animales.

En biologie humaine certaines techniques d'investigation de la biologie générale ne peuvent et ne doivent pas être appliquées. L'expérimentation, dans le vrai sens de ce vocable, demeure interdite chez l'Homme, jusqu'à nouvel ordre ; et dans la mesure où, dans certains pays, et dans certaines circonstances, elle paraît être tolérée, elle est, en fait, inopérante comme méthode expérimentale vraie. Chez l'Homme, l'expérimentation se trouve remplacée par l'observation anatomoclinique et physiopathologique d'un certain nombre de cas dont on connaît l'évolution ; d'autre part, on peut procéder à des enquêtes au niveau personnel, familial ou social dont les résultats sont parfois susceptibles d'être traités selon les méthodes statistiques. En biologie humaine, les problèmes se posent de façon très particulière,

puisque, quoique souvent nié, l'arrière-fond des travaux tend vers des applications thérapeutiques en médecine et, dans la période contemporaine, vers des applications normatives ou législatives aux collectivités humaines. Nous écartons délibérément l'examen des notions du normal et du pathologique; leur étude méthodologique mènerait trop loin (Voir à ce sujet le travail de Canguilhem). Indiquons simplement que si, dans la maladie, nous observons l'image grossie ou déformée d'un facteur causal donné, les régulations restent les mêmes et jouent de façon silencieuse chez l'Homme sain, en équilibre avec son milieu. L'analyse biologique de l'instinct reproducteur dans les comportements humains reste donc pour le biologiste et le médecin sur le même plan méthodologique que les investigations menées chez les autres Mammifères. Cette étude demande une place à part à cause des méthodes de recherches et de la portée des résultats en biologie humaine et dans l'établissement de règles de la conduite humaine dans un monde spécifiquement humain.

L'exploration anatomique et fonctionnelle du système neuro-endocrinien en clinique humaine a bénéficié au cours des dernières années de l'introduction de techniques nouvelles qui permettent de jeter une vive lumière sur les régulations neuroendocriniennes de la morphologie et des conduites sexuelles dans l'espèce humaine : perfectionnement des techniques de diagnostic radiologique pour la localisation de certaines glandes endocrines comme la surrénale ou l'hypophyse, méthodes de biopsie *a minima* des glandes endocrines et en particulier du testicule, dosages faisant appel à des techniques hautement perfectionnées et qui visent à caractériser un certain nombre de corps du métabolisme des hormones (dosages de corps stéroïdes et de substances hypophysaires, dans les urines). Cette gamme d'examens de laboratoire appliquée à la clinique a suscité à son tour de nouveaux problèmes concernant la neuro-endocrinologie humaine en général et les facteurs des conduites sexuelles en particulier.

Un groupe fort instructif de contrôles neuro-hormonaux de conduites humaines est révélé par l'étude des pubertés précoces survenant à des âges très variables, dépendant de causes très diverses et affectant les manifestations les plus variées chez le garçon et chez la fille. D'autre part, il existe chez l'adulte des conduites psychologiques sexuelles allant de pair le plus souvent avec une morphologie très spéciale et au sujet desquelles des investigations biologiques concrètes deviennent possibles. Tous ces cas qui relèvent d'une analyse neuro-endocrinienne approfondie et qui constituaient jadis des cas exceptionnels, dont le médecin n'aimait pas beaucoup se préoccuper, deviennent à l'heure actuelle d'une importance primordiale pour établir les bases biologiques d'une personnalité humaine dans sa morphologie et ses conduites dans le domaine sexuel. Il faudra encore des travaux nombreux menés avec un esprit de critique toujours en éveil, avant que des conclusions générales puissent être tirées. Mais il apparaît avec clarté à l'heure actuelle un certain nombre de faits fondamentaux : Dans l'espèce humaine le contrôle de la région diencéphalo-hypophysaire joue un rôle important dans ses répercussions sur l'ensemble du système endocrinien. Dans l'espèce humaine, la corticosurrénale joue un rôle de toute première importance dans l'élaboration des hormones stéroïdes : œstrogènes, androgènes, substances du type progestatif. Et elle prend une telle prééminence qu'il ne suffit pas de considérer les tissus endocriniens des seules gonades comme source de ces hormones, mais il faut constamment se reporter à l'action de la cortico-surrénale qui ajuste la balance hormonale et qui, dans un certain nombre de cas, en rompt l'équilibre. Mais il serait puéril d'admettre que les pubertés précoces, les anomalies de la forme et du comportement, la morphologie normale et une conduite sexuelle équilibrée avec le milieu, ne soient régies que par un équilibre déterminé d'hormones stéroïdes. Des régulations beaucoup plus complexes émanant des centres nerveux supérieurs, d'ordre psychologique et social, viennent interférer avec les réactions provoquées par des hormones de tout ordre et particulièrement par les hormones stéroïdes. Il n'en reste pas moins vrai qu'il faut tenir le plus grand compte du bilan des hormones stéroïdes chez tout individu présentant des anomalies notoires des comportements sexuels (Voir surtout les travaux de Broster et le volume IV des *Colloquia de la Ciba Foundation*, voir aussi l'ouvrage de Bleuler, 1954, très remarquable par la richesse de sa documentation, l'esprit critique de l'auteur et la bibliographie considérable.)

Nous sommes obligé de nous limiter, faute de place, à ces quelques indications sommaires, sous peine de faire un véritable exposé de neuro-endocrinologie sexuelle clinique. Nous désirerions simplement attirer l'attention sur quelques problèmes généraux qui ont pris, au cours des dernières années, une acuité particulière. Dans un certain nombre de collectivités sociales à niveau de civilisation particulièrement élevé, on a cru devoir introduire la castration préventive et punitive dans les législations concernant les conduites sexuelles. Le régime nazi a appliqué de telles lois sur une échelle et avec une rigueur inconnues jusqu'alors ; mais les pays réputés libéraux comme le Danemark, la Suède, et un grand nombre d'États des États-Unis pratiquent actuellement la castration humaine sur des bases légales régulièrement établies. Un examen objectif des faits biologiques et médicaux semble démontrer à l'heure actuelle que la castration est peut-être susceptible de changer temporairement la conduite d'un individu pour des raisons d'humiliation sociale, mais non pas pour des causes reposant sur des bases biologiques ; les promoteurs de tels textes de loi ont abusivement étendu à l'espèce humaine des résultats obtenus sur d'autres espèces de Mammifères. De telles législations, toute question de jugements de valeur mise à part, ignorent les données les plus élémentaires acquises actuellement sur la nature des facteurs et leur hiérarchie dans le contrôle des conduites sexuelles chez l'Homme, l'importance des centres nerveux supérieurs, le rôle capital des facteurs psychologiques réalisés par l'éducation et par les conditions sociales (voir Kinsey et coll. 1953).

Nous ne pouvons donner une vue même sommaire des résultats actuellement acquis sur le rôle du système nerveux dans les conduites humaines.

Nous ne pouvons point non plus analyser l'importance de l'environnement, où, dans un monde spécifiquement humain, jouent des signaux de toutes les sphères sensorielles, souvent chargés de significations autant sociales que



Le Flegmatique.



Le Sanguin.



Le Colérique.



Le Mélancolique.

FIG. 29. — Les quatre tempéraments (manuscrit de Zurich, xv[e] siècle, *in* H. E. SIGERIST, *Civilization and Disease*, Cornell University Press éd. 1945).

Le miniaturiste a représenté les variétés du comportement masculin selon les tempéraments.

biologiques, ni les facteurs nutritionnels qui sont d'une importance certaine. Enfin et surtout, l'analyse des facteurs sociaux prend une importance extrême dans l'explication ou la compréhension des manifestations de l'instinct sexuel chez l'Homme.

L'importance du facteur social justifie des entreprises récentes d'établir une anthropologie, une ethnographie et une sociologie de l'instinct reproducteur dans l'espèce humaine. La description des mœurs sexuelles dans les différentes régions du globe a toujours suscité la curiosité la plus vive ; si certains travaux de ce type ont été rédigés par des auteurs qui n'ont jamais quitté leur table de travail, d'autres sont le fruit d'enquêtes approfondies réalisées sur place par des anthropologistes de métier. Les ouvrages de Margaret Mead, auteur douée d'un don d'observation, d'intuition et de critique très remarquable, apportent des documents extrêmement précieux pour le biologiste, s'intéressant à l'espèce humaine (Voir aussi les publications de Ford). Nous en arrivons ainsi à l'extrême pointe des travaux sur les manifestations de l'instinct reproducteur chez l'Homme selon les niveaux sociaux dans une collectivité donnée, travaux dont les volumes de Kinsey sur le comportement sexuel humain représentent une réalisation récente, qui a soulevé de nombreuses critiques. Les réactions souvent violentes que les deux volumes de Kinsey et ses collaborateurs ont déclenchées reposent le plus souvent sur des motifs extra-scientifiques ; il convient pourtant de se rappeler que Kinsey est, au départ, un zoologiste de métier, que ses travaux sont patronnés par un certain nombre de biologistes et de fondations mondialement réputés. De plus, ces ouvrages apportent des données concrètes sur les interférences d'un milieu social particulier avec les causes proprement organiques des manifestations individuelles de l'instinct reproducteur dans l'espèce humaine. Enfin ces deux volumes contiennent des revues bibliographiques considérables sur les conduites sexuelles dans l'ensemble des Mammifères que les auteurs situent comme toile d'arrière-fond en vue de comparaisons avec des conduites humaines. En nous abstenant de tout jugement de valeur sur les enquêtes de Kinsey, qui sortirait de notre compétence professionnelle, il nous paraît que, du point de vue strictement biologique, la comparaison ou l'identification de comportements entre espèces diverses est extrêmement hasardeuse pour des raisons indiquées suffisamment au cours de tout l'exposé qui précède.

Et nous voici amené au problème terminal qui va marquer les limites du territoire réservé au biologiste. Dans quelle mesure est-il souhaitable ou opportun que l'Homme s'inspire d'études faites sur d'autres Mammifères pour expliquer, justifier, excuser ou condamner certaines conduites humaines? Nous arrivons ainsi à la question très vaste de la responsabilité de la biologie dans la vie sociale contemporaine, ligne de démarcation entre la biologie et les sciences normatives, que nous désirons ne pas franchir dans le cadre de ce rapport.

BIBLIOGRAPHIE

Afin de conserver à la bibliographie des dimensions raisonnables, notre choix de références donne surtout des travaux d'ensemble comportant eux-mêmes d'importants index bibliographiques, ainsi qu'un certain nombre de travaux cités dans notre rapport.

1940. ANTONIUS (O.). — Ueber Symbolhandlungen und verwandtes bei Säugetieren, *Zeitschr. für Tierpsychol.* vol. 3, p. 263-278. — 1942. Nachtrag, *Ibidem*, vol. 5, p. 38-42.

1951. ARON (M.) et ARON (Cl.). — *Eléments d'endocrinologie physiologique*, 1 vol. in-8°, 563 p. Masson édit., Paris.

1946. ASDELL (S. A.). — *Patterns of mammalian reproduction*, 1 vol. in-8°, 437 p. Constable édit., Londres.

1865. BERNARD (Cl.). — *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*, cf. 2e partie Chap. II, § 1, 1 vol. in-8°, Baillière édit., Paris.

1945. BALLY (G.). — *Vom Ursprung und von den Grenzen der Freiheit, Eine Deutung des Spieles beim Tier und Mensch.*, 1 vol. in-8°, 141 p. Benno Schwabe édit., Bâle.

1940. BARD (Ph.). — The hypothalamus and sexual behavior. in *The hypothalamus and central levels of autonomic function, Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis.*, vol. 20, p. 551-579. Williams and Wilkins édit., Baltimore.

1947. BEACH (F. A.). — A review of physiological and psychological studies of sexual behaviour in mammals, *Physiol. Reviews*, vol. 27, p. 240. — 1948. *Hormones and behavior*, 1 vol. in-8°, 368 p. Hoeber édit., New-York. — 1949. A cross-species survey of mammalian sexual behavior in *Hoch and Zubin*, p. 52-78.—1951. Instinctive Behavior : Reproductive activities, in *Stevens Handbook of experimental psychology*, p. 387-434. — 1952. Sex and species differences in the behavioural effects of gonadal hormones, *in Ciba Foundation Colloquia on Endocrinology*, vol. 3, p. 3-17.

950. BERTIN (L.). — *La vie des animaux*, 2 vol. in-4°, cf. vol. 2, p. 213-479. Larousse édit., Paris,

1954. BLEULER (M.). — *Endrokinologische Psychiatrie*, 1 vol. in-8°, 498 p. (importante bibliogr.) Thieme édit., Stuttgart.

1947. BOUNOURE (L.). — *Reproduction sexuelle et histoire naturelle du sexe*, 1 vol. in-16, 207 p. Flammarion édit., Paris. — 1948. *Hérédité et physiologie du sexe*, 1 vol. in-16, 280 p. Flammarion édit., Paris.

1951. BOURLIÈRE (F.). — *Vie et mœurs des Mammifères*, 1 vol. in-8°, 250 p. Payot édit., Paris. — 1954. *Le monde des Mammifères*, 1 vol. in-4°, 224 p. Horizons de France édit., Paris.

1920-1922. BREHM (A. E.). — *Tierleben, Die Säugetiere*, 4e édition, 2e impression rééditée par L. HECK et M. HILZHEIMER, 4 vol. Grd. in-8°, Bibliographisches Institut édit., Leipzig.

1938. BROSTER (L. R.) et Collab.. — *The adrenal cortex and intersexuality*, 1 vol. in-8°, 245 p. Chapman and Hall édit., Londres. — 1952. Clinical types of altered sexuality in relation to adrenalectomy, *in Ciba Foundation Colloquia on Endocrinology*, vol. 3 p. 168-174.

1938. BROUHA (L.). — La fonction génitale après énervation sympathique. *Les Hormones sexuelles, Comptes Rendus du Colloque International de la Fondation Singer-Polignac*, p. 293-298, 1 vol. in-8°, Hermann édit., Paris.

1953. BUDDENBROCK (W. v.). — *Das Liebesleben der Tiere*, 1 vol. in-8°, 250 p. Athenäum Verlag, édit., Bonn.

1955. BURCKARD (E.). — Les névroses expérimentales, *Encyclopédie médico-chirurgicale, section psychiatrie.*

1949. BURROWS (H.). — *Biological actions of sex hormones*, 2e éd. 1 vol. in-8°, 615 p., Cambridge University Press.

1953. BURTON (M.). — *Le monde secret des animaux*, 1 vol. in-4°, 837 p. Elsevier, édit., Paris.

1943. CANGUILHEM (G.). — *Essai sur quelques problèmes concernant le normal et le pathologique.* — Publications de la Faculté des Lettres de l'Université de Strasbourg. Fasc. N° 100. Les Belles Lettres édit., Paris.

1953. CANIVENC (R.), DROUVILLÉ (C.) et MAYER (G.). — Développement simultané d'embryons d'âge différent chez la Rate. Réalisation expérimentale. *C. R. Ac. Sc.*, vol. 237, p. 1036.

1937. CENI (C.). — *Gli istinti sessuale e materno e l'anima*, 1 vol. in-8°, 251 p. Licinio Cappelli édit., Bologne.

1952. CIBA FOUNDATION COLLOQUIA ON ENDOCRINOLOGY, vol. 3. *Hormones, Psychology and Behaviour, and Steroïd Hormone Administration*, 1 vol. in-8°, 380 p. Churchill édit., Londres.

1847. COSTE (M.). — *Histoire Générale et particulière du développement des corps organisés*, vol. 1, in-4°, Masson édit., Paris.

1927. COURRIER (R.). — Etude sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez quelques Mammifères à activité testiculaire périodique., *Arch. de Biologie*, vol. 37, p. 175-329. — 1931. Les Hormones sexuelles femelles; Rapport à la Réunion Plénière de la Soc. de Biol. *C. R. Soc. de Biol.*, vol. 107, p. 1367. — 1939. Structure et histologie de l'appareil génital femelle. *Encyclopédie médico-chirurgicale, volume gynécologie*, 3e édit. — 1945. *Endocrinologie de la Gestation*, 1 vol. in-8°, 399 p. Masson édit., Paris (importante bibliographie).

1953. COURRIER (R.), BACLESSE (M.) et MAROIS (M.). — Rapports de la corticosurrénale et de la sexualité, *Journ. Physiol.*, vol. 45, p. 327-374.

1871. DARWIN (Ch.). — *The descent of Man and selection in relation to sex*, 2 vol. in-8°, Murray édit., Londres. — 1872. *The expression of the emotions in Man and animals*, 1 vol. in-8°, Murray édit., Londres.

1953. DESCLAUX (P.) et RAMOND (Cl.). — Famine et vie sexuelle de l'Homme civilisé, in *Nutrition et Fonctions de Reproduction*, p. 137-150.

1953. DESCLAUX (P.), SOULAIRAC (A.) et TEYSSEYRE (J.). — Effet inhibiteur de l'action des gonadostimulines par la 4 hydroxypropiophénone, *J. Physiol.*, vol. 45, p. 499-540.

1954. DIEZEL (K. E.). — *Niederjagd*, 15e édition refondue et complétée par MÜLLER-USING, 1 vol. in-8°, 361 pages, Parey édit. Hambourg.

1950. EIBL-EIBESFELD (I.). — Beiträge zur Biologie der Haus-und der Aehrenmaus, nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern., *Zeitschr. f. Tierpsychol.*, vol. 7, p. 558. — 1951. Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwickelung des Eichhörnchens (Sciurus vulgaris L.). *Ibidem*, vol. 8, p. 370-400. — 1953. Zur Ethologie des Hamsters (Cricetus cricetus L.). *Ibidem*, vol. 10, p. 204.

1949. FARRIS (E. J.). — *The Rat in Laboratory Investigation*, 1 vol. in-8°, 542 p. Lippincott édit., Philadelphia. — 1950. *The Care and Breeding of Laboratory animals*, 1 vol. in-8°, 515 p., Wiley édit., New-York.

1899. FÉRÉ (Ch.). — *L'instinct sexuel. Evolution et dissolution*, 1 vol. in-12, 346 p., Alcan édit., Paris. (cf. surtout chapitre III consacré aux animaux).

1949. FORD (C. S.). — A brief description of human sexual behavior in cross-cultural perspective, in *Hoch and Zubin*, p. 79-84.

1951. FORD (C. S.) and BEACH (F. A.). — *Patterns of Sexual Behavior*, 1 vol. in-8°, 307 p. Harper édit., New-York.

1952. FRANK (F.). — Adoptionsversuche bei Feldmäusen (Microtus arvalis PALL). *Zeitschr. f. Tierpsychol.* vol. 9, p. 415-423.

1952. FRANK (H.). — Uber die Jugendentwickelung des Eichhörnchens. *Zeitschr. f. Tierpsychol.*, vol. 9, p. 12-22.

1949. GANTT (W. H.). — Psychosexuality in animals. in HOCH and ZUBIN, p. 33-51. — 1953. Principles of Nervous breakdown-Schizokinesis and autokinesis, in *Comparative conditionned neurosis. Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 56, Article 2, p. 143-163.

1672. GRAAF (R. de). — *De Mulierum organis generationi inservientibus*, 1 vol, in-12, 334 p. 27 planches, ex Officina Hackiana, Lugduni Batavorum.

1925. HAMMOND (J.). — *Reproduction in the Rabbit*, 1 vol. in-8°, 210 p. Oliver and Boyd édit., Edimbourg et Londres. — 1948. *Farm Animals*, 1 vol. in-8°, 199 p. Arnold édit., Londres.

1900. HEAPE (W). — The « sexual season » of Mammals. *Quart. J. Microsc. Science*, vol. 44, p. 1-71.

1944. HEDIGER (H.). — Die Bedeutung von Miktion und Defekation bei Wildtieren,

Revue Suisse de psychologie, vol. 3, p. 170-182. — 1948. *Kleine Tropenzoologie*, 1 vol. in-8°, 182 p. Verlag f. Recht u. Gesellschaft édit., Bâle. — 1950. *Wild animals in captivity*, 1 vol, in-8°. 207 p., Butterworth édit., Londres. — 1952. Brutpflege bei Säugetieren, *Ciba Zeitschr.* n° 129, p. 4749-4758. — 1952. Observations on reproduction behaviour in zoo animals, *In Ciba Foundation Colloquia on Endocrinology*, vol. 3, p. 74-83. — 1954. *Skizzen zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus*, 1 vol. in-8°, 295 p. (cf. p. 150-182) Büchergilde Gutenberg édit., Zürich.

1954. Hillarp (N. Å.), Olivecrona (H.) and Silfverskiöld (W.). — Evidence for the participation of the preoptic area in the male mating behaviour, *Experientia*, vol. 10, p. 224-225.

1949. Hoch (P. H.) and Zubin (J.). — *Psychosexual development in health and disease*, 1 vol. in-8°, 283 p. Grune et Straton édit., New-York.

1952. Kahmann (H.) und v. Frisch (O.). — Uber die Beziehungen von Muttertier und Nestling bei kleinen Säugetieren, *Experientia*, vol. 8, p. 221-223.

1948. Kinsey (A. C.), Pomeroy (W. B.) and Martin (C. E.). — *Sexual Behavior in the Human Male*, 1 vol. in-8°, 804 p. Saunders édit., Philadelphia.

1949. Kinsey (A. C.), Pomeroy (W. B.), Martin (C. E.) and Gebhard (P. H.). — Concepts of normality and abnormality in sexual behavior, in Hoch and Zubin p. 11-32. — 1953. *Sexual Behavior in the Human Female*, 1 vol. in-8°, 842 p. Saunders, édit. Philadelphia.

1927. Klein (M). — Est-il possible de provoquer le rut par l'hyperhémie expérimentale du tractus génital? *C. R. Soc. Biol.*, vol. 97, p. 296. — 1927. Le mécanisme d'action de l'hormone ovarienne se réduit-il à une simple hyperhémie? *C. R. Soc. Biol.*, vol. 97, p. 299. — 1934. Le corps jaune de grossesse. Recherches histologiques et physiologiques. *Thèse de Doctorat en Médecine, Strasbourg*, 1934, et *Arch. Anat. Histol. et Embryol.*, vol. 18, p. 1-143. — 1938. Relation between the uterus and the ovaries in the pregnant Hamster. *Proc. Roy. Society, London.* B, vol. 125, p. 348-364. — 1938. Sur les facteurs qui maintiennent l'activité fonctionnelle du corps jaune gravidique et qui conditionnent l'état gestatif de l'ovaire. *Les Hormones sexuelles, Comptes Rendus du Colloque International de la Fondation Singer-Polignac*, p. 151-177, 1 vol. in-8°, Hermann édit., Paris. — 1946. Œstrogen level and ovarian-hypophysial relationship during pseudopregnancy and pregnancy in the Rabbit. *J. Endocrinol.*, vol. 5, p. xxv-xxvii. — 1951. Remarques sur les méthodes de la biologie humaine. *C. R. du Congrès International de philosophie des sciences, Paris*, 1949, *I. Epistémologie*, p. 145-152, Hermann édit., Paris. — 1952. Uterine distention, ovarian hormones and maternal behaviour in rodents. *in Ciba Foundation Colloquia on Endocrinology*, vol. 3, p. 84-88. — 1952. Administration of sex hormones and sexual behaviour. *Ibidem.*, p. 323-337. — 1952. Les bases biologiques de la personnalité, *Revue de l'Enseignement philosophique*, 2e année, n° 2 et 3, p. 7-18. — 1954. La Biologie du Corps jaune, in *La Fonction Lutéale*, p. 1-21, 1 vol. in-8°, Masson édit., Paris.

1946. Klein (M.) et Mayer (G.), — Production d'une nouvelle phase pseudogravidique au cours d'une pseudo-grossesse chez la Lapine. *C. R. Soc. Biol.*, vol. 140, p. 308 et p. 310. — 1947. Recherches sur le rôle de la distension mécanique de l'utérus dans le déterminisme de l'état gestatif de l'ovaire, du comportement maternel et de la montée laiteuse. *Arch. Sciences Physiol.*, vol. 1, p. 11-17. — 1948. Étude des facteurs hormonaux du comportement œstral chez la Lapine. — Position du problème. Technique. *C. R. Soc. Biol.*, vol. 142, p. 695. — 1951. Glande mammaire et facteurs lutéotrophiques. in *Mécanisme physiologique de la sécrétion lactée, Colloque International du C. N. R. S.*, Strasbourg, 1950, p. 73-79, 22 figures. — 1951. Aspects méthodologiques des recherches sur les bases endocriniennes du comportement. in *C. R. Congrès International de philosophie des sciences, Paris*, 1949, *VI, Biologie*, p. 81-94. Hermann édit., Paris. — 1953. Physiologie normale de la sécrétion lactée, *Revue de pathologie générale et comparée*, 53e année, n° 652, p. 1347-1370. — 1954. Un précurseur de l'endocrinologie sexuelle : Fernand Lataste, *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, vol. 40, p. 718-724.

1938. Koch (W.). — Die praktische Anwendung von Hormonen bei Nutztieren, *Ergebnisse der Biologie*, vol. 15, p. 1-66.

1887. Lataste (F.). — *Recherches de Zooéthique*, 1 vol. in-8°, 876 p. Durand imprimeur, Bordeaux.

1937. Leblond (C. P.) et Nelson (W. O.). — L'instinct maternel après hypophysectomie. *C. R. Soc. Biol.*, vol. 122, p. 548. — 1937. Présence d'instinct maternel sans stimulation hormonale, *C. R. Soc. Biol.*, vol. 124, p. 1064.

1952. Le Magnen (J.). — Les phénomènes olfacto-sexuels chez le Rat blanc. *Arch. Sciences Physiol.*, vol. 6, p. 295-332. — 1953. L'olfaction. Le fonctionnement olfactif et son intervention dans les régulations psycho-physiologiques. *Journ. de Physiol.*, vol. 45, p. 286-326.

1950. Lindemann (W.). — Beobachtungen an wilden und gezähmten Luchsen. *Zeitschr. f. Tierpsychol.* vol. 7, p. 217-240.

1952. Luther (W.). — Beobachtungen am nordamerikanischen Gleitflughörnchen [Sciuropterus (Glaucomys) volans (Thomas)] *Zeitschr. f. Tierpsychol.*, vol. 9, p. 402-411.

1951. Mc Bride (A. P.) and Kritzler (H.). — Observations on pregnancy, parturition and postnatal behavior in bottlenose dolphin. *Journ. of Mammology*, vol. 32, p. 251-266. (résumé in *Zeitschr. f. Tierpsychol.* vol. 9, p. 166-168).

1922. Marshall (F. H. A.). — *The Physiology of Reproduction*, 2e édit., 1 vol. in-8°, 770 p. Longmans Green édit., Londres. — 1936. Sexual periodicity and the causes which determine it. The Croonian Lecture, *Philosoph. Transact. Roy. Soc., London*, B, vol. 226, p. 423-457. — 1952. *Physiology of Reproduction*, 3e édit. publiée par A. S. Parkes avec un groupe d'auteurs, 2e volume paru, 1 vol grd. in-8°, 880 p. Longmans Green, édit., Londres.

1953. Mayer (G.). — Histophysiologie de l'état gravidique. *C. R. de l'Assoc. des Anatomistes*, vol. 40, p. 28-97. (importante bibliographie).

1951. Mayer (G.) et Canivenc (R.). — Placenta et lactogenèse. in *Mécanisme physiologique de la sécrétion lactée*, p. 125-137.

1946. Mayer (G.) et Klein (M.). — Production d'une nouvelle gestation au cours d'une gravidité chez la Lapine. *C. R. Soc. Biol.*, vol. 140, p. 1011. — 1948. Étude des facteurs hormonaux du comportement œstral chez la Lapine. — Action des substances œstrogènes, progestatives, androgènes et hyperhémiantes. *C. R. Soc. Biol.*, vol. 142, p. 697. — 1948-1949. Physiologie de la lactation. 1re Partie, Les facteurs du développement morphologique du parenchyme mammaire, *Ann. de la Nutr. et de l'Aliment.*, vol. 2, p. 113-157. 2e Partie, Les Facteurs de l'activité fonctionnelle du parenchyme mammaire. *Ibidem*, vol. 3, p. 667-748. (importante bibliographie).

1950. Mead (M.). — *Male and Female, a study of the sexes in a changing world.*, 1 vol. in-8°, 477 p. Gollancz édit., Londres.

1951. Mécanisme physiologique de la sécrétion lactée. — Colloque International du C. N. R. S., Strasbourg, 1950, 1 vol. in-8°, 181 p. Centre National de la Recherche Scientifique édit., Paris.

1921-1930. Meisenheimer (R.). — *Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche*, 2 vol. in-4°, vol. 1, 896 p., vol. 2, 614 p. Fischer édit., Jena.

1953. Menzel (R.) und Menzel (R.). — Einiges aus der Pflegewelt der Mutterhündin. *Behaviour*, vol. 5, p. 289-304.

1949. Meyer-Holzapfel (M.). — Die Beziehungen zwischen den Trieben junger und erwachsener Tiere. *Revue suisse de psychologie*, vol. 8, p. 32-60.

1950. Morgan (Cl. T.) and Stellar (E.). — *Physiological psychology*, 2e édit., 1 vol. in-8° 609 p. Mc. Graw-Hill édit., New-York (cf. p. 402-438).

1933. Munn (N. L.). — *An Introduction to animal psychology. The behavior of the Rat.*, 1 vol. in-8°, 439 p. Houghton Mifflin Company édit., Boston. — 1950, *Handbook of Psychological Research on the Rat.*, 1 vol. in-4°, 598 p. Harrap édit., Londres.

1926. Nordenskiöld (E.). — *Die Geschichte der Biologie*, 1 vol. Grd. in-8°, 648 p. Fischer édit., Jena.

1953. NUTRITION ET FONCTIONS DE REPRODUCTION. — Réunion d'études tenue à Paris, le 28 juin 1952, *Ann. de la Nutr. et de l'Aliment.* vol. 7, p. 5-150.
1953. PORTMANN (A.). — *Das Tier als soziales Wesen.* 1 vol. in-8°, 378 p. Rhein Verlag édit., Zürich.
1847. POUCHET (F. A.). — *Théorie positive de l'ovulation...*, 1 vol. in-8°, 479 p., un atlas in-4°, 20 planches, Baillière édit., Paris.
1950. PRECHTL (H.) und SCHLEIDT (W. M.). — Auslösende und steuernde Mechanismen des Saugaktes. *Zeitschr. vergl. Physiologie,* vol. 32, p. 257-262.
1937. RICHTER (C. P.).— Hypophyseal control of behavior. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative biology,* vol. 5, p. 258-268. — 1952. The effect of domestication on the steroïds of animals and man. *In Ciba Foundation Colloquia on Endocrinology,* vol. 5, p. 89-111.
1953. SAWIN (P. B.) and CRARY (D. D.).—Genetic and physiological background of reproduction in the Rabbit. — II. Some racial differences in the pattern of maternal behavior. *Behaviour,* vol. 6, p. 128-146.
1952. SAWIN (P. B.) and CURRAN (R. H.).— Genetic and physiological background of reproduction in the Rabbit. — I. The problem and its biological significance. *J. Experiment. Zool.,* vol. 120. p, 165-201.
1947. SCHENKEL (R.). — Ausdrucks-Studien an Wölfen. *Behaviour,* vol. 1, p. 81-129.
1950. SOULAIRAC (A.). — L'effet de groupe dans le comportement sexuel du Rat mâle, *Colloque International du C. N. R. S.* sur : *Structure et physiologie des Sociétés animales,* p. 91-97. — 1952. La signification physiologique de la période réfractaire dans le comportement sexuel du Rat mâle. *Journ. Physiol.* vol. 44, p. 99-113. — 1952. Hormones et système nerveux dans la physiologie sexuelle. *Etudes Carmélitaines,* vol. 19 p. 173-192.
1953. SOULAIRAC (A.), DESCLAUX (P.), SOULAIRAC (M. L.) et TEYSSEYRE (J.). — Action de la corticostimuline sur le comportement sexuel du Rat mâle normal et étude concomitante des modifications du système nerveux central et de l'hypophyse antérieure. *Journ. de Physiol.,* vol. 45, p. 527-531.
1911. STEINACH (E.). — Umstimmung des Geschlechtscharakters bei Säugetieren durch Austausch der Pubertätsdrüsen. *Zentralb. f. Physiologie,* vol. 25, p. 723-725.—1912. Willkürliche Umwandlung von Säugetier-Männchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. *Pflüger's Archiv.,* vol. 141, p. 171-208.
1950. STEINIGER (F.). — Beiträge zur Soziologie und sonstiger Biologie der Wanderratten. *Zeitschr. f. Tierpsychol.,* vol. 7, p. 356-379.
1951. STEVENS (S. S.). — *Handbook of Experimental Psychology,* 1 vol. grd. in-8°, 1438 p., Wiley édit., New-York.
1952. STIEVE (H.). — *Der Einfluss des Nervensystems auf Bau und Tätigkeit der Geschlechtsorgane des Menschen,* 1 vol. in-8°, 191 p. G. Thieme édit., Stuttgart.
1950. THIBAULT (C.). — Les besoins alimentaires dans la vie sexuelle. In *Nutrition et fonctions de reproduction,* p. 23-65.
1951. THOMSON (A. P. D.). — Relation of retinal stimulation to œstrus in the Ferret. *J. of Physiol.,* vol. 113, p. 425-433.
1928. UEXKÜLL (J. v.). — *Theoretische Biologie,* 1 vol. in-8°, 253 p. Springer édit., Berlin.
1940. URBAIN (A.). — *Psychologie des animaux sauvages, instinct, intelligence,* 1 vol. in-16, 270 p. Flammarion édit., Paris.
1953. URBAIN (A.) et NOUVEL (J.). — Alimentation et reproduction des animaux sauvages en captivité. in *Nutrition et Fonctions de reproduction,* p. 121-135.
1931. VERLAINE (L.). — *L'âme des bêtes, Quelques pages d'Histoire,* 1 vol. in-8°, 212 p. Alcan édit., Paris.
1952. WALTON (A.). — Patterns of male sex behaviour. *in Ciba Foundation Colloquia on Endocrinology,* vol. 3, p. 47-54.
1947. WORDEN (A. N.). — *The Ufaw Handbook on the care and management of laboratory animals,* 1 vol. in-8°, 368 p. Baillière, Tindall et Cox édit., Londres.

1937. WUNDER (W.). — Brutpflege und Nestbau bei den Säugetieren. *Ergebnisse der Biologie,* vol. 14, p. 280-348. (importante bibliographie).
1941. WRIGHT (Sewall). — The physiology of the gene. *Physiol. Reviews,* vol. 21, p. 487-527, cf. 521.
1955. ZENTRALE STEUERUNG DER SEXUALFUNKTIONEN. DIE KEIMDRÜSEN DES MANNES. — Erstes Symposion der Deutschen Gesellschaft für Endokrinologie. Hambourg, 1953, 1 vol. in-8°, 242 p. Springer édit., Berlin.
1937. ZUCKERMAN (S.). — *La vie sociale et sexuelle des Singes,* 1 vol. in-8°, 253 p. Gallimard édit., Paris.

DISCUSSION

D. MORRIS. — Professeur Klein has referred to my comment about the description of « love-play » as « comical » by earlier authors. I would certainly agree with him that some early authors did take the subject seriously, but what I wanted to point out was that during this century there has been a great widening of interest in this subject as a result of the work of the pioneer ethologists, which has lead to many analyses of courtship behaviour, of a much more detailed nature than ever before.

M. KLEIN. — Je suis heureux que M. Morris ait précisé la signification des premières phrases de son rapport, dont le contenu m'avait surpris et sur le sens desquelles je n'étais pas exactement fixé.

D. LEHRMAN. — 1. Does progesterone injection encourage the secretion of FSH in the rabbit as it might in a cyclically-ovulating mammal? This question might be relevant to the question of why your progesterone injections had effects on behavior similar to those of estrogen.

2. Your facts about the specificity of nest-building behavior and of nest-construction are extremely interesting and, of course, most useful. However, such facts do not eliminate — they rather *accentuate* — the problem of how it becomes possible for the animals to build such nests. You understand that I think that, even if my tentative analysis of nest-building behavior in the rat should prove completely accurate, it would not be an explanation of how other animals build their nests. Each species must itself be analyzed to determine how its behavior develops. My analysis is intended as a hypothesis about how the laboratory Norway rat builds a nest, and also as a suggestion about the *type* of work that ought to be done on other animals. There is no conflict between such an analysis and the existence of the widest variety of species-specific behavior patterns.

M. KLEIN. — L'examen de la question posée nous mènerait dans le domaine des régulations de l'endocrinologie sexuelle, loin du sujet de notre rapport. Bien que Gaston Mayer et moi-même nous ayons réussi par des techniques

variées, à produire à volonté des corps jaunes chez le Lapin, nous n'avons pas étudié les relations hypophyso-ovariennes. Ce sont surtout les brillantes expériences de Robson qui ont apporté des données concrètes à ce sujet.

H. HEDIGER. — Hinsichtlich des Postpartum-Oestrus darf von der Zoo-Erfahrung aus vielleicht darauf hingewiesen werden, dass man bei den verschiedenen Säugetierarten verschiedene Grade der Ueberschneidung der einzelnen Fortpflanzungsphasen findet. Als Norm kann gelten die Reihe: *Oestrus, Begattung, Trächtigkeit, Geburt, Laktation, Oestrus.*

Diese Anordung gilt etwa für viele Raubtiere oder Affen. Von rechts nach links kann es zu einer « Teleskopierung » kommen, d. h. zu einer zunehmenden Ueberschneidung mit dem Ergebnis einer beschleunigten Geburtenfolge. Beim Pferd beispielsweise schiebt sich der Oestrus weit in die Laktation hinein, bis zum 11., 9., 7. oder sogar 3. Tag post partum. (Die Pferdezüchter nennen ungleiche Zahlen.) Bei anderen Tieren kann der Oestrus über die ganze Laktation hinweg bis zur Geburt vorgeschoben werden, z. B. Postpartum-Oestrus der Waldmaus. Bei noch anderen Tieren, z. B. Lepus europaeus, kann ein Oestrus noch während der Trächtigkeit entstehen, sodass man den Eindruck der Superfoetation gewinnt. Diese ist z. T. für den Feldhasen noch nicht absolut gesichert. Zur Abklärung der histologischen Verhältnisse hat sich in der Schweiz 1953 eine Arbeitsgemeinschaft konstituiert, welcher auch ein Anatome und ein Gynäkologe angehören. Es ist jedoch schwierig, genügend Häsinnen im entscheidenden Stadium zur Verfügung zu haben, da sich der Hase mit einigem Erfolg nur in den 1950 beschriebenen « spiegelbildlichsymetrischen Wechselkäfigen » züchten lässt.

M. KLEIN. — Le phénomène que signale notre Collègue Hediger est fort intéressant et il peut aussi être retrouvé, dans certaines circonstances, chez des espèces de laboratoire. Dans nos élevages, il n'est pas « économique » d'utiliser l'œstrus post-partum pour la reproduction, à cause de la compétition qui existe entre la lactation et la nouvelle grossesse et dont nous parlons dans notre rapport. Le moment le plus propice pour l'obtention d'une grossesse datée est, chez un certain nombre de Rongeurs de laboratoire, l'œstrus qui suit rapidement la fin de la lactation lors du sevrage des petits.

M. COURRIER. — J'ai écouté avec beaucoup d'intérêt le rapport très documenté du Professeur M. Klein. Quand on jette un regard sur l'ensemble de la physiologie sexuelle de la femelle, on découvre des faits que l'on est tenté de qualifier d'irrationnels. Il y a certes des exceptions, il est par exemple impressionnant de constater que l'hormone prolactique agit avec le même résultat sur la mamelle du Mammifère et le jabot du Pigeon. Mais que d'imperfections à côté de cette réussite !

A mon tour, je veux insister sur l'œstrus du post-partum. Considérons une femelle de Rat qui vient d'accoucher, on a admiré la confection du nid et son comportement maternel, mais voici qu'elle entre en rut et recherche le mâle.

Cette deuxième gestation, qui débute chez la nourrice commençant à allaiter, paraît assez inopportune. Ce qui démontre bien qu'elle se place sous de mauvais auspices, c'est le retard de la nidation des œufs qui sera d'autant plus considérable que le nombre des nourrissons sera plus élevé. La réaction de l'organisme est encore plus vive chez la Lapine; dans cette espèce en effet, quand une nouvelle gestation s'amorce, chez la femelle qui vient de mettre-bas et qui allaite, cette gestation est le plus souvent interrompue, et les fœtus meurent très vite. La femelle du Lièvre paraît encore plus pressée que la Rate ou la Lapine; elle peut en effet s'accoupler avant la parturition : 4 jours avant le terme d'après M. Hediger. Il est vrai que sa gestation est beaucoup plus longue, et que son comportement maternel doit être assez rudimentaire à l'égard de levrauts qui n'ont pas besoin de nid.

Le phénomène de l'acceptation du mâle conduit à d'autres remarques; il permet d'établir une sorte de hiérarchie parmi les espèces. Au sommet de cette hiérarchie, se placent les espèces à ponte provoquée; elles offrent le mécanisme le plus perfectionné, car elles ne pondent les œufs que si ces derniers peuvent être fécondés. On sait que ces espèces privilégiées sont rares (Lapin, Furet, Chat). Le plus souvent, la femelle est à ponte spontanée; néanmoins, elle n'accepte habituellement le mâle qu'au moment où les œufs sont libérés et peuvent être fécondés. Il est préférable, dans une telle hiérarchie, de laisser de côté l'espèce humaine. Quant à la Chauve-souris, elle présente un comportement assez extravagant, car elle accepte le mâle en automne, de longs mois avant l'ovulation; fort heureusement, l'hibernation survient à temps, et les spermatozoïdes, soumis à une température assez basse, peuvent conserver leur pouvoir fécondant jusqu'au réveil printanier.

Une autre remarque doit être faite au sujet du déterminisme du coït. Chez certaines espèces, en particulier chez le Cobaye, on sait que la progestérone peut jouer dans ce phénomène une action synergique en association avec l'œstrogène. Il paraît étrange que la progestérone adjointe à l'œstrogène favorise l'acceptation du mâle dans certains cas. Quelques auteurs ont d'ailleurs admis que la progestérone pouvait être libérée peu de temps avant l'ovulation.

Ceci pourrait peut-être permettre de comprendre que des femelles gestantes acceptent parfois le mâle; et nous nous trouvons placés devant le problème de la superfétation. Il y a superfétation quand, au cours d'une grossesse préexistante, des œufs sont pondus, fécondés et nidés, en sorte que deux sortes de fœtus d'âge différent évoluent côte à côte dans le même utérus.

La superfétation existe peut-être dans les conditions normales; mais on peut aussi expliquer l'existence des deux sortes de fœtus par un retard de développement ou de nidation frappant certains œufs. Je ne pense pas que la superfétation ait été réalisée expérimentalement de façon démonstrative. Chez la Hase, d'après Hediger, un coït peut avoir lieu 4 jours avant le part, en sorte que les œufs fécondés qui peuvent en résulter, ne sont certainement pas encore nidés au moment de la mise-bas. Les expériences de Snyder chez la Lapine ont permis d'obtenir, au cours d'une grossesse en évolution, la ponte et la fécondation; mais les œufs observés n'étaient pas implantés. Ce sont les recherches de

Klein et Mayer qui sont arrivées assez près du but: chez une Lapine en gestation unilatérale, l'injection d'œstrogène détermine l'accouplement; des œufs sont pondus, fécondés, ils se nident; mais les embryons de la grossesse antérieure meurent et se résorbent; la superfétation a échoué sans doute par déficience en progestérone.

En ce qui concerne l'action des facteurs climatiques, je rappellerai simplement le « rut de lumière » qui s'installe d'une façon permanente chez la femelle du Rat soumise à un éclairage continu; et l'action du froid sur l'ovaire greffé dans l'oreille ou dans la queue chez la même espèce, et qui se met à sécréter des androgènes.

Enfin M. Klein a soulevé, à juste titre, la question du rôle de la corticosurrénale dans la sexualité. On pense que certains signes de virilisme, qui surviennent chez la Femme lors de la ménopause, seraient dûs à des androgènes surrénaliens. On a signalé qu'à cette époque, la Femme affirme sa personnalité avec plus d'énergie et d'indépendance. On a même soutenu que les Femmes de génie possédaient des surénales hyperandrogéniques. Il serait bon, dans de tels cas, de procéder au dosage des 17 cétostéroïdes urinaires.

M. KLEIN. — Je voudrais tout d'abord remercier M. Courrier de ses remarques bienveillantes, car de tous les participants, il est certainement le plus qualifié pour juger et critiquer le contenu de mon rapport, vu son autorité, fondée sur plus de trente ans de travaux concernant la physiologie sexuelle des Mammifères.

Le problème du rôle éventuel des corps jaunes dans les manifestations du rut est passionnant et demande à être élucidé par de nouveaux travaux. On connaît depuis fort longtemps le cas des xanthosomes chez la Chienne avant la rupture folliculaire. Le cas des différents Rongeurs demande à être clarifié. Chez le Lapin, les travaux de Forbes ont montré que de la progestérone circule en faible quantité dans le sang avant la rupture folliculaire, c'est-à-dire que les cellules de la granulosa commencent à sécréter avant même leur transformation en cellules lutéiniques.

La physiologie sexuelle des Chiroptères si bien étudiée par M. Courrier lui-même, il y a déjà 30 ans, est une des plus extraordinaires qui soit. Il faudrait aussi évoquer ici le cas de la régulation de la grossesse chez les Cervidés étudié par Prell et d'autres cas rapportés dans le mémoire de Wunder.

L'expérience de Marshall sur le rut continu provoqué par l'éclairement expérimental chez le Furet, a été l'initiatrice de nombreux travaux sur le rôle des facteurs externes dans la régulation sexuelle. Les travaux récents de Thomson dont nous parlons dans le texte du rapport, ont permis de préciser le trajet suivi par les stimuli lumineux dans cette espèce.

Le rôle de la corticosurrénale chez l'Homme apparaît capital dans les régulations sexuelles, autant pour la morphologie que pour le comportement ainsi que le démontre l'observation clinique et physio-pathologique des syndrômes adréno-génitaux entièrement rénovée par des modes d'exploration nouveaux.

M. GRASSÉ. — Je désire insister sur le fait que l'accord entre le comportement et le cycle œstrien post-partum est parfois très marqué; j'en donnerai deux exemples; la Lapine avant la mise-bas prépare un terrier particulier dans lequel elle nidifie, la rabouillère, et où les petits sont enfermés pendant le jour, afin de les soustraire à l'action perturbatrice du mâle qui veut la couvrir. Le même comportement se retrouve chez les Lapins nord-américains du genre *Sylvilagus*.

L'idée exprimée par M. Courrier sur les fécondations post-partum est corroborée par le cas des Pinnipèdes. Chez ces Mammifères, le coït a lieu parfois quelques heures seulement après la mise-bas. Les œufs fécondés passent dans la corne utérine qui ne contenait pas de fœtus et ne s'implantent à l'état de blastocystes que deux ou trois mois plus tard lorsque les conditions hormonales le permettent. On peut ajouter que la lactation dure peu de temps (sauf chez les Otaries).

J. BENOIT. — Je rappellerai un cas curieux de gestation très prolongée, par interruptions successives, chez certains Amphibiens et notamment chez *Salamandra atra*. Chez cette espèce vivipare, qui vit en haute montagne, la gestation peut durer quatre ans. Le froid qui sévit en altitude arrête la gestation après quelques semaines, ou moins, de son évolution. La gestation reprend l'année suivante puis est de nouveau stoppée, et ceci plusieurs années de suite, jusqu'à son achèvement. L'étude détaillée de tels cas doit être fort instructive tant sur le plan de l'éthologie que sur celui de l'endocrinologie sexuelle.

La lumière agit en effet chez les Mammifères. Son action sur la sexualité a été observée et étudiée chez le Furet, le Hérisson, la Souris, le Rat, le Sylvilagus, le Raton laveur, le Cobaye, le Chat, l'Opposum et la Brebis. Cette action de la lumière est cependant beaucoup moins accentuée que chez les Oiseaux, ce qui tient à des caractères héréditaires différents concernant les activités de l'hypophyse et des glandes génitales.

En ce qui concerne le mécanisme d'action de la lumière chez le Furet, peut-être ne convient-il pas de dire qu'il est différent de celui des Oiseaux. Chez le Furet, comme chez le Canard, la lumière agit en stimulant la rétine ainsi que l'a démontré Bissonnette. Mais on n'est en réalité pas encore fixé sur la question de savoir si la lumière agit ou non sur l'hypothalamus des Mammifères. Des recherches précises dans ce sens n'ont pas encore, à ma connaissance, été entreprises. Il se peut que l'hypothalamus des Mammifères soit photosensible, comme celui des Oiseaux, mais que, pour certaines raisons concernant la pénétration des rayons lumineux, on n'ait pas encore réussi à démontrer cette sensibilité.

Une différence paraît exister entre les Oiseaux et les Mammifères. L'ultraviolet de Wood n'est pas actif sur le Canard mais il stimule l'activité génitale du Furet femelle. Marshall l'a montré et Abolins a démontré que cette action se réalisait grâce à l'excitation par les rayons ultraviolets des terminaisons nerveuses de la cornée.

M. HALDANE. — Je suis en plein accord avec presque tout de ce que M. Klein a dit sur l'espèce humaine. Mais je proteste contre la phrase que l'expérimentation humaine reste interdite jusqu'à nouvel ordre. J'ai fait assez de telles expériences. Ma femme est la seule personne qui a subi 5 fois des convulsions dues à l'oxygène à haute pression. Un médecin ne doit pas faire des expériences sur ses malades. Un physiologiste a le droit de les faire sur lui-même et sur ses collègues. On peut faire de telles expériences dans la sphère sexuelle. M. Le Magnen les fait par exemple, altérant sa sensibilité avec des injections d'œstrone. Je suis sûr qu'il y a un grand avenir pour les expériences sur l'Homme.

M. KLEIN. — Le problème de l'expérimentation chez l'Homme est un problème capital à l'heure actuelle et qui concerne autant la vie sociale que la recherche biologique; son examen approfondi nous mènerait loin du sujet du présent Colloque. Ce que j'appelle expérimentation sur l'Homme est l'expérimentation définie par Claude Bernard: choisir des sujets aussi similaires que possible, les soumettre à des interventions identiques dans des circonstances strictement comparables, en ne faisant varier qu'un facteur, en vue d'élucider une question définie. On ne sait que trop où ont mené de telles pratiques appliquées par des régimes totalitaires, actuellement défunts. A présent, dans certains pays libéraux, l'expérimentation sur l'Homme est licite sous certaines conditions, parmi lesquelles figure toujours la réserve suivante: l'expérimentateur doit savoir pourquoi il entreprend l'expérience et prévoir quel sera le résultat final de l'expérience entreprise. Si cette règle était respectée l'expérience deviendrait automatiquement inutile et superflue.

X

LERNVERMÖGEN UND ERBGEBUNDENE TRADITION IM LEBEN DER BIENEN

par

KARL v. FRISCH
(München)

Als mir Herr Kollege Grassé vorschlug, einen Vortrag über « Ererbtes und Erlerntes im Leben der Bienen » zu halten, war ich darüber nicht sehr glücklich. Wir wissen so wenig davon, dass meine Ausführungen vielleicht an einen Eiertanz erinnern werden. Aber es entspricht wohl dem Sinn eines solchen Kolloquiums, auch unausgegorene Probleme zu behandeln.

ANGEBORENE UND INDIVIDUELL ERWORBENE BINDUNGEN AN FARBEN

Es ist nun schon lange bekannt, dass Bienen die bezeichnende *Farbe* ihres Flugzieles *individuell erlernen*. Die persönliche Erfahrung, dass eine Blume etwa blau gefärbt ist, wird dafür bestimmend, auch weiterhin diese Farbe zu wählen. So kommt es beim natürlichen Blütenbesuch, wie im Dressurversuch zur Bindung an eine bestimmte Farbe.

Erst seit Kurzem wissen wir, dass sie auch eine *angeborene* Neigung haben, farbige Objekte anzufliegen (v. Oettingen-Spielberg, 1949). Das ist schwer zu erkennen, weil dieser Trieb nur bei *Suchbienen* in Erscheinung tritt — bei jenen verhältnismässig spärlichen Pionieren des Bienenvolkes, die ausfliegen, um neue Nahrungsquellen zu erkunden. Die meisten Jungbienen warten, bis sie durch die Tänze erfolgreicher Heimkehrer auf eine bestimmte Blütensorte hingewiesen werden (Lindauer, 1952), die sie durch die Ortsangaben des Tanzes und durch den übermittelten Blütenduft finden und deren Farbe sie sodann als Merkzeichen zur Kenntnis nehmen. Anders jene

K. VON FRISCH. — Ich bin mathematisch sehr unbegabt und bin Dr. Haldane dankbar, wenn er mir in diesem Punkt zu Hilfe kommt, z. B. durch den Hinweis, dass sich meine asymptotische Kurve vom Tanzrhythmus bei verschiedenen Entfernungen der Futterplätze noch einfacher als logarithmische Kurve darstellen lässt.

Was die Zahl der Schwänzelbewegungen während des Schwänzellaufes betrifft, so beruhen die Angaben die ich früher darüber gemacht habe, auf groben Schätzungen. Die Bewegungen sind so schnell, dass man sie ohne besondere Hilfsmittel nicht genau zählen kann. Wir haben aber im letzten Sommer Zeitlupenaufnahmen der Schwänzeltänze bei infrarotem Licht gemacht. Das Material reicht noch nicht aus, wir wollen die Aufnahmen fortsetzen. Dann erst wird sich beurteilen lassen, ob die Zahl der Schwänzelbewegungen während eines Schwänzellaufes, oder ob die Zahl der Schwänzelläufe in der Zeiteinheit in besserer Korrelation zur Entfernung des Futterplatzes steht.

XI

INTERRELATIONSHIPS OF THE "INNATE" AND THE "ACQUIRED" IN INSTINCTIVE BEHAVIOR

par

T. C. SCHNEIRLA

(New-York)

INTRODUCTION

The title assigned to me by Dr. Grassé offers an opportunity to question the concepts of innate and acquired as the mental tools with which to investigate instinctive behavior. For too long these concepts have been accepted *a priori*, on the questionable assumption that they represent separable entities in behavior determination. This dichotomy is a heritage from our pre-experimental past, incorporated with too little question in the basic statement of the « instinct problem ». But instinct theory, like all other theories, must have concepts substantiated through reliable evidence.

In this colloquium we have for convenient reference an influential contemporary theory of the nativistic, preformistic type, in which the above concepts and their basic distinction form a prominent part of the groundwork. Lorenz (1950) has indicated his point of view in these words :

« We shall call instinctive only a sequence of motions that occurs with an inborn coordination of all its components, independent of training or understanding. »

Not only the basic activities, but much of their inner organization, are considered inborn as effected through specific integral neural mechanisms. Such claims require careful examination.

To explain what we mean by challenging these concepts and also what we *do not* mean, the case of the so-called « Anti-instinctivists » may be men-

tioned. In the 1920's certain scientists, American psychologists (e. g., Kuo, 1924) in particular, raised objections to nativism and in favor of a more objective attitude. For Watson, a chief figure, this was not merely a reaction to the practices of others. He himself had attempted a classification of animal ' instincts ' (1914) and in his drive against Mentalism he later (1919) defined « instinct » as

« An hereditary pattern reaction, the separate elements of which are movements, principally of the striped muscles. »

Here we find a suggestion of hereditarily-determined organization and of « the instinctive movement », not unrelated to Lorenz's (1935, 1950) ideas. But the resemblance soon stops, for Watson did not encapsulate the inherited determiners in the nervous system, and mistrusted the Freudian influences to which Lorenz may have been susceptible (Kennedy, 1954). Watson had a conception of hereditary influence that although rather positively held was not too consistent, for he (1925) denied ' it ' on the human level.

The anti-instinctivist movement, although criticized as having gone ' too far ' (Hunter, 1947), made two contributions of value, first an emphasis on objectivity and an insistence on experimentation. In a preceding period of naturalistic investigation, essentially descriptive methods had been followed by Whitman (1899), Mills (1898) and others, and indeed Mills, zealous investigator of behavior and founder of a club at McGill so dedicated, seemed convinced that the ' animal mind ' was closed to experimentation. Watson in contrast favored experimental study of behavior both in laboratory and field (e. g., Watson and Lashley, 1915), but disengaged it strongly from mentalism. The second contribution of the anti-instinctivists was a stress upon diagnostic, analytical research. This is exemplified in the work of Kuo, who asked not only « What happens? » but also « How? ». His investigations (Kuo, 1930, 1932) raised serious difficulties for dogmatic distinctions of innate and acquired. In fact Kuo disowned both « instinct » and « learning » as obscure, emphasizing ontogenetic processes in the development of behavior.

The fresh methodological improvements built upon the earlier naturalistic approaches, with their further emphasis on quantitative methods, we can accept, and these might be used to better advantage in behavior study today. Through this movement particularly, a healthy skepticism developed to balance overconfident statements such as Hingston's (1928) that « Everybody knows what instinct is ». The challenge was directed mainly at the traditional criteria for distinguishing the innate from the acquired, which were : *universality* of given activities through a species, *early appearance* in the individual, *absence of learning*, and *appearance in isolation*. As we shall see, present evidence supports this challenge strongly.

That these objections have survived is indicated by the frequency of calls (e. g., Leuba, 1940; Howells, 1945; Anastasi and Foley, 1948) for a reconsideration of the « nature-nurture » dichotomy. But the situation is not as unequivocal as might be implied by Beach's (1947) remark in a recent symposium on instinct that the ' artificiality of the implied dichotomy ' (i. e., heredity-environment) « is apparent to everyone ». Much uneasiness exists about discarding the distinction, witnessed by the chairman's statement ending the same symposium, that all five contributors had « emphasized the role of heredity in the determination of behavior » (Hunter, 1947).

The need for a contemporary stock-taking is accented by Hebb as follows :

« I would not suggest for a moment that the problems in this area are unreal; I do suggest that they have been poorly stated, inasmuch as we cannot dichotomize behavior into learned and unlearned, environmentally determined and hereditarily determined. I urge that there are not two kinds of control of behavior, and that the term, ' instinct ', implying a mechanism or neural process independent of environmental factors, and distinct from the neural processes into which learning enters, is a completely misleading term and should be abandoned » (1953, p. 46 *f*).

As Anastasi and Foley (1948) have said, the term heredity is often defined « indirectly, vaguely or inconsistently, especially when it comes to the domain of behavior phenomena ». To replace the unsatisfactory dichotomy, these authors suggest a reconsideration of behavior etiology in terms of structural and functional factors. But progress in biology has emphasized increasingly how intimately functional properties are bound into the principles of morphology, and neither the idea of isolated morphological factors nor that of isolated *function*, fits the needs of a dynamic behavior theory. As Cobb (1944) has said,

« ... no function is possible without an organ that is functioning and therefore no function takes place without structural change. »

Consistently we may say that all problems of development are inherently both functional and structural.

Doubtless the traditional criteria have inherent weaknesses. Confidence about excluding learning from any given activity is inversely related to appreciation of the scope of learning and how incompletely this phenomenon is known; early appearance becomes unreliable with demonstrations of conditioning at early stages in insects, birds and mammals; and, as will be shown later, appearance in isolation, however sound at first sight, rests too heavily upon an incomplete understanding of equivalence between environments. Even universality is questionable, first of all because of acts that normally are likely to be learned widely throughout a species (Smith and Guthrie, 1921). Actually there seem to be no hard and fast rules for distinguishing hypothetically innate behavior from other kinds.

Undeniably, the influence of genetic constitution is expressed somehow in the functions and behavior of every animal. Raccoons, for instance, could not readily be brought to peck at their food as do chicks. The « instinct problem » therefore centers around the occurence of behavior that may be termed species-stereotyped or species-specific, species-characteristic or species-typical. A species, defined dynamically, concerns groups capable of inter-

breeding under natural conditions, but reproductively isolated from other such groups (Mayr, 1942). Investigations of the mechanisms underlying such isolation in insects (Spieth, 1952) and in fishes (Clark, Aronson and Gordon, 1954) indicate that behavior factors are involved as well as physiological, structural and environmental ones. But what is the causal nexus?

The simplest answer might seem to be that species-typical behavior is inherited, as nativistic theories suggest; yet the unreliability of the criteria for innateness reminds us that the genes do not directly translate themselves into behavior by any means. Between the fertilized ovum and properties of the mature organism lie the complex processes of development. The following preliminary considerations of these matters encourage a broad perspective on the problem of the individual rise of species-typical behavior.

1° *Preformism is misleading.* — « That which is directly inherited... is the set of genes, with the accompanying cytoplasm » (Jennings, 1930). This is the initiating cause of development, designated by Johannsen the *genotype* as distinguished from the *phenotype,* i. e., from the organism and its functions produced through development. Now, as David and Snyder have said :

« Limitations in the early concept of genes as individual « determiners » of Mendelian characteristics, and of a one-to-one correspondence between gene and characteristic, were exposed by the discovery of genic interactions and of environmentally contingent gene effects. The newer concept of *genic balance* implies that genetic variability is a function of the genotype as a whole and that isolation of individual gene effects involves an artificial disjunction of gene and total genotype » (1951, p. 54).

Clearly, it is the phenotype that can be studied more or less directly, but from the beginning of development the effects of the genotype can be examined only indirectly through evidence gained thereby. Haldane (1946) thus points out that a given genotype promoting ontogeny can lead in one environment to adaptive results, in a different environment to neutral or maladaptive results. And, as Dobzhansky (1950) has put it :

« The so-called ‚ nature-nurture ’ (genotype-environment) problem is not to distinguish which traits are genotypic and which are environmental, for all traits are genotypic and environmental. »

« ... The outcome of development at any stage is a function of both the heredity of the developing individual and the environment in which the process has taken place. The development is apparently epigenetic, not preformistic... »

The concept of a direct determination by the genes, a one-to-one relationship with developmental processes, might be considered at least for the molecular plane of development. But modern investigators have their reservations even here. As Weiss states :

« The genome of the zygote endows all descendant cells with a finite repertoire of modes of reaction. What is commonly called ‚ differentiation potency ’ may be interpreted as a finite assortment of chemical entities. These entities, of course, must not be viewed as direct precursors of any final results, but as a reactive system, the constant interaction of which with systems of the extragenic space will only gradually yield the later specific characteristics of the various cell strains. »

« ... Since the extragenic space, i. e., the genic environment, is thus undergoing progressive transformation, it is evident that every new reaction must be viewed in terms of the cellular system in its actual condition at that particular stage, molded by the whole antecedent history of transformations and modifications, rather than solely in terms of the unaltered genes at the core. Incidentally, keeping this in mind ought to stop the confusing practice of labelling all intrinsic properties of a cell at an advanced stage as ‚ genetic ’, but those brought out by still later interactions with neighboring cells or diffusable agents as « environmentally » or « hormonally » introduced, forgetting that no cell develops independently, but that all of them have gone through a long chain of similar « environmental » interactions with neighboring cells and the products of distant ones » (1954, pp. 193-194).

Theories concerning how behavior and behavior patterns arise through this mass of finite events must do more than bridge initial and terminal stages with hypothetical shielded intra-organismic determiners.

2° *Genic effects are indirect and mediated.* — As Stern (1954) says, we have barely touched the surface of the problem concerning how genic factors actually influence organic development, and to investigators like Dobzhansky (1954) it seems improbable that these factors have anything like a complete determinism at any stage. Systems of intervening variables, which always include the influence of developmental conditions, both intrinsic and extrinsic to cell, tissue, organ, system or organism, mediate the initial genic effects at each successive stage. There is evidence that these variables may range from biochemical (e. g., enzymatic) conditions to the repercussions of action and specific extrinsic effects. Moreover, their effects on development appear to be self-reactive and cumulative. Thus at any stage further development and new organizational gains occur through interrelationships that are only partially the products of genic influence.

3° *Distinctions of the « native » and « acquired » ambiguous.* — These considerations suggest the unwisdom of attempts to distinguish what is « innate » from what is « acquired », or to estimate the proportionate effects of these or to judge what kinds of effects they might produce separately. There exist no separate entities of this sort, for conditions at any stage are the complex product of trace effects from previous stages entering into interactions with prevalent extrinsic-intrinsic conditions, themselves composite acquisitions. Learning, the most complex form of acquisition, may have very different forms (Maier and Schneirla, 1935, 1942), and as Hebb (1953) reminds us, is known so incompletely that its effects may be far from obvious,

But indirectly, all learning is somehow influenced by the genes (Howells and Vine, 1945).

4° *The « instinct » problem is one of development, different for each phyletic level.* — In each type of organism, the genotype varies characteristically in its range and complexity of effects as evidenced by different types and degrees of sensitivity to surrounding conditions as well as complexity and plasticity of neural and reactive functions. The problem of « instinct » therefore demands careful attention to phyletic differences in those configurations characterized as « levels » (Needham, 1929; Redfield, 1942; Schneirla, 1946, 1949). « Instinct » is not a real and demonstrated agency in the causation of behavior, but a word for the problem of species-typical behavior at all phyletic levels.

Consequently, ' instinct ' study must examine the ontogeny of behavior in each type of organism, so as not to miss any aspect of the expanding field of relationships in development. Each organism must be studied in its own terms, since when new capacities enter the developmental situation, new configurations must be expected in adaptive behavior as well as variations in patterns more similar to the « phyletically old ». Consequently, valuable evidence, both as to the ontogenetic causation and the evolutionary history of behavior patterns, lies in the comparison both of closely related and of distantly related organisms.

THE RELATION OF DEVELOPMENT TO BEHAVIOR AT DIFFERENT PHYLETIC LEVELS

Behavior patterns often reach similar ends in different phyla, as a result of parallel evolutionary processes. To the teleologist, an equivalence of ends signifies equivalence in the organizations attaining these ends. But actually the accomplishment of adaptively comparable results, as through feeding, tells us nothing of the antecedent processes. These may involve complex anticipations, as in a socialized human being, or may be reflex-like and automatic, as in a lower invertebrate. Calling two such acts in different phyletic contexts « instinctive » mainly conveys the information that they are both species-typical and nutritively beneficial, but leaves doubt as to what else they may have in common. The implication is of course that both somehow depend upon mechanisms resulting through evolution; however, these may be either homologous or analagous, or both, and if convergent may function to similar ends although very different in internal makeup. Thus, great doubt exists that a common formula can be found for « instinctive behavior » at all phyletic levels.

Feeding in a coelenterate and in a cat would both be called instinctive,

since both acts are species-typical products of ontogeny in the normal species habitat. Both are adaptive. Yet the patterns may arise through very different developmental processes with different underlying organizations resulting.

In the typical feeding pattern of the medusoid coelenterate the stimulus, typically a chemotactic effect, if too weak produces only a brief local response of tentacles, if too strong brings a vigorous contraction of the bell which turns the animal away. But adequate stimulation elicits first a contraction of the local marginal tentacles which curl about the object, then a local contraction of the bell margin which, spreading centrally, pulls object and tentacles toward the mouth tube. Meanwhile this tube, the manubrium, has bent toward the stimulated sector and by expanding its opening now engulfs the object.

This response pattern can be obtained normally from an animal of given structure acted upon by stimulation within a given range of intensity. Its respective components depend first of all upon the functional properties of the tentacles, bell and manubrium. In the mature organism, the integration of these into well-timed series depends particularly upon the conductile functions of the nerve net (Bullock, 1943) which tie them into a predictable functional sequence. Their functional patterns are strongly influenced first of all by the morphology of the parts, in locations fixed through development. In one important aspect of control in the act, perhaps the most critical, Bozler's (1926) findings support the hypothesis of Loeb that the diffuse nerve-net impulses first reach and adequately activate the basal part of the mouth-tube on the side nearest the highly aroused marginal sector. Hence typically the manubrium bends directly, « purposively », through functional conditions imposed by its structure and its location in the animal (Maier and Schneirla, 1935).

Pantin's (1943, 1950) studies on hydroid coelenterates show in detail how a patterned action of parts can result from a nerve-net system connecting the components in a given spatial way. Thresholds of receptors and of muscles, together with nerve-net conductile properties of irradiation and summation, are critical for this behavior system. The system is capable of considerable variation according to the conditions of arousal and the current state of the organism. One such variation, a temporary failure of the tentacle responses to food, obviously depends upon intraorganic changes thought by Jennings (1905) to be a « loss of hunger », perhaps grounded in widespread neural changes. But Parker (1919) was able to narrow the cause experimentally to a peripheral adaptation effect which temporarily raised the excitation threshold of the tentacular receptor cells.

Such patterns in lower invertebrates are stereotyped in that they are produced directly through arousal of the functional properties of the species-characteristics tissues. The intervening variables therefore are those of a specific developmental process, and the activity pattern is in this sense « directly determined » without the intervention of special variables such as learning.

Yet even these simple organic systems do not arise in a vacuum, for if the individual is to develop in the characteristic form with the typical species activity repertoire, there must be a representative succession of developmental stages, each involving interactions between the respective organic conditions and standard extrinsic conditions.

A marked variability is seen in the activities of these lower invertebrates, but only that possible in a simple organic system of radial symmetry, — a variation of multitudinous changes about a fixed center as it were and within set organic limits. Although from time to time behavior can change in somewhat more persistent ways, these seem limited to alterations in sensory adaptation or muscle tonus, peripheral changes which are ephemoral in the sense that the organization of behavior is held to the species norm —, the typical individual behavior system that is approximated through life. Despite temporary variations behavior thus is essentially stereotyped, and lacks the plasticity found in higher phyla. In phyletic behavior comparisons, many types of variability and many types of plasticity are to be expected.

Feeding in the domestic cat also is a species-typical pattern which results through development in the standard habitat. But the rise of the chief properties and the organization of feeding in this mammal hardly follows a course duplicating that in cœlenterates. For one of the prominent typical patterns of food-acquisition, rodent killing, a study of Kuo's (1930) has revealed that the developmental factors, both intraorganic and extrinsic, are complexly and variably interrelated at all stages. The contributions of bodily growth are essential, but so is a learning process through which the components are integrated into a pattern. These components depend on features of bodily makeup which adapt the cat to being excited by small moving objects, to making swift movements, and to capturing and devouring small animals.

But the normal outcome is by no means inevitable. By appropriately regulating the situations in which kittens encountered rodents, Kuo was able to produce adult cats which attacked and ate rodents, and others which obtained their food in other ways, — either fearing and avoiding rodents or living peaceably with them according to experience —. It is also possible, for example, to train young kittens to eat solid food without using their paws, which are frequently used normally. Still other variations are possible in dependence upon the kind of situation in which the animal develops.

In both cœlenterates and birds, the typical feeding pattern emerges in the normal habitat through an organic development basically initiated by the genic constitution. But these ontogenetic processes in the different phyla involve strikingly different intervening variables, particularly in neural resources determining plasticity. In both organisms, intraorganic relationships introduced through growth influence further stages and the outcome. But in the cœlenterate these are held within narrow limits, whereas in the mammal, through wider and more complex intrinsic and extrinsic interrelationships, they become major factors in behavioral development. The eventual mammalian pattern owes its specific organization particularly to the superior capacities of the nervous system for change. In the cat, the function of components such as use of the paws may be eliminated or changed through training; in the cœlenterate, comparable changes (e. g., in tentacle responses) are relatively fluctuant and dependent upon peripheral modifications. The developmental system of the mammal therefore may be termed *plastic* in the sense that under appropriate conditions one or more patterns differing from the species norm may be produced and retained. But in the cœlenterate pattern, variability occurs about a fixed axis, at is were, and is not to be confused with plasticity.

INTERRELATIONSHIPS IN COMPLEX STEREOTYPED BEHAVIOR PATTERNS

The insects are often cited for their « instinctive » behavior. The insect nervous system appears to be first of all a transmitter and summator of impulses from afferent systems. The arrangement of tracts and centers seems particularly to favor direct discharge under the predominant afferent effect, rather than plasticity of organization as in the very different mammalian system (Schneirla, 1953 *b*). Consequently, and with the added important fact of rapid conduction over short arcs, we should expect patterns of activities rigidly governed by organic mechanisms and, in the mature individual, readily dominated by abrupt external sensory change. In relation to these conditions, highly sensitive receptors have evolved such as the compound eye, permitting delicate reflex adjustments as to slight movements in the visual field (Autrum, 1952), illustrated by the attack-reaction of the praying mantis.

In a system of this kind, specific organic factors readily translate themselves into behavior. By means of the successive operative removal of head, thorax, legs and various abdominal segments in the mature silkworm moth, McCracken (1907) demonstrated in the egg-laying pattern of this insect an olfactory control as link to the external situation, a reciprocal neuromotor function in the postural execution, and an abdominal process serving as nucleus of the whole pattern. Although the functional systems are typically complex with an organization resisting analysis, Spieth (1952) found the mating patterns of closely related species of Drosophila so well differentiated as to be taxonomically reliable. And Adriaanse (1947), in a population of *Ammophila campestris*, a solitary wasp previously considered a single species, found two distinctive behavior patterns which with previously overlooked morphological differences indicated the existence of two distinct species.

Insect behavior cannot be adequately studied in terms of one functional stage alone, since any stage emerges through relationships effective earlier

in development. Critical factors may even be extrinsically introduced by other individuals, as when an ovipositing female incidentally fixes the early environment of her young by laying her eggs in a particular place (e. g., on the species food-plant in a phytophagous insect). Through this act the newly emerged insect is given not merely food and a feeding station (Kennedy, 1953) but also a shelter with predators, diseases and other properties (Dethier, 1954), — a ready-made environmental complex. In this case the main determinative factor through which the next generation is so weightily influenced may be some organic factor affecting adult sensitivity (e. g., in a metabolic influence upon olfaction, — Dethier, 1947). Or in certain species, it is even an olfactory habituation established in larval feeding which may persist to the adult stage (Thorpe and Jones, 1937).

To discover the nature of the organization in each type of behavioral pattern and its prerequisite developmental relationships, analytical investigation is essential. Although evidence from this source is not plentiful, some of the salient points may be brought out in the consideration of one such study of a solitary insect and one of a social insect behavior pattern.

The spinning behavior of the *Cecropia* silkworm was studied by Van der Kloot and Williams (1953). Normally, after a period of wandering, the mature caterpillar settles down at a twig-crotch and spins a double cocoon with a thinner upper end through which the adult eventually escapes. Cessation of feeding is attributable to glandular changes of the period, as is the wandering, which is absent in caterpillars deprived of silk glands. This extirpation also eliminates two movements, the « stretch-bend » and the « swing-swing », basic in normal spinning, which thus depend at least in part upon sensory input from the spinning apparatus itself.

The genesis and temporal order of these movements are attributed largely to stimulation from the changing internal environment, but their execution depends predominantly upon tactual and gravitational cues from without. For example, for the termination of either basic movement, contact of the spinnerets is essential at full flexion or full extension. The pattern of the normal cocoon thus may be considered a compound expressed through a spatial relationship of the body to the external world. — So, in a highly uniform environment such as the interior of a balloon, the larva spins a flat layer of silk —. This behavior pattern therefore comes about through a complex progressive relationship between changing organic conditions and the sensory input from these states, interacting with that from sets of external circumstances which are altered according to how the act progresses.

In a sense, insect social patterns have evolved as permutations of individual characteristics, since each has arisen in a dynamic environment defined chiefly by complexly interrelated individual properties (Schneirla, 1941, 1946, 1952 *b*). Some of the functional principles involved in one highly specialized pattern of this type may be examined in terms of a case which I have studied (1938, 1944, 1953 *a*) in some detail, — the nomadic, predatory system of the terrestrial army ants.

One central feature of army-ant life is the formation and regulation of the temporary nest or bivouac, a complex outcome of worker behavior critical for the functional pattern of the colony. The bivouac is a mass of living workers which not only affords a temporary base of operations and a population reservoir for the colony, but also is an excellent incubator for the great broods that energize the colony (Schneirla and Brown, 1954). Indirectly, as a result of colony behavior, each new bivouc site is opportunely sheltered in the general environment; and may be readjusted to disturbing variations in surrounding atmospheric conditions. A stable microclimate is so regularly established for the successive broods that the periodicity of the developmental stages is highly predictable in brood after brood. Thereby the bivouac, and the worker behavior accounting for its properties, serve as fundamental regulators of colony « drive ».

These bivouac properties facilitate the occurrence of a regular cycle of behavior changes in the colony, each successive one caused by a further massive excitation of the adult population by the brood. The shelter properties of the bivouac are greatly enhanced by a diurnal behavior routine in the worker population which, although related only indirectly to environmental atmospheric changes, buffers the brood securely against potentially harmful exposure. Reciprocally, through indirectly contributing to the existence of a rhythmic colony behavior, a normally developing brood makes the bivouacs possible. Through complex interactive organic and behavioral events, adult behavior, brood processes and environmental conditions are interrelated in the functioning of this complex behavior pattern.

An indispensable component in the nomadism and predation of the army ants is their foraging pattern which centers around the making and following of chemical-trail systems. These raiding systems are typical of the species. For example, *Eciton burchelli* may be called a swarm-raider in that it conducts its forays in large masses or swarms connected by columns with the bivouac, *E. hamatum* is in contrast a column-raider in that it operates in systems of branching columns terminating in small raiding groups. Certain characteristics of the adult workers of these species, identifiable in simple tests, seem implicated, no doubt with others less readily identified. Chief among these are differences in olfactory threshold, glandular secretions and their intensity, level and range of excitability. In all of these respects, *E. burchelli* is the more generalized, *E. hamatum* the more specialized. Thus *E. hamatum* can advance in relatively small numbers and follow its trails readily, with more precise trail-division responses than *burchelli*, which requires greater numbers. *E. hamatum* is more specialized in its booty, taking soft-bodied prey evidently found mainly through odor; *E. burchelli* takes a wide variety of booty primarily through response to motion.

Certain basic organic factors thus may be postulated as centrally involved in the species pattern. Another, and a critical one, centers around the fact that the newly emerged worker does not enter at once into an adult function. Instead a few days are required, first within the bivouac, then after a day or

two in gradually extending the scope and efficiency of operations on raiding trails. An experience factor is suggested by the fact that callows artificially removed from their cocoons typically are accepted in other colonies of their species and are undisturbed on being introduced, whereas older callows are attacked and are noticeably disturbed on introduction. To account for such results, we may assume a simple habituation to the specific colony odor, perhaps begun in larval feeding, progressing after emergence when the callow feeds voraciously in the presence of this odor (Schneirla, 1941). The young worker therein has the basis for a following reaction to the colony odor trails when she first ventures outside the bivouac. The improvement shown within a few days from the initial clumsy and hesitant condition may be partially due to further maturation, but this cannot be the entire answer. There is also one specialized trail reaction, turning toward the bivouac at trail junctions when booty-laden, which may have its basis in early feeding on the typical booty.

These assumptions find support. Conditioning is a well know phenomenon in social insects (Schneirla, 1953 *b*), and Thorpe and Jones (1937) appreciably shifted the adult oviposition response of a solitary insect, the ichneumon *Nemeritis*, to an abnormal host upon which experimental subjects had fed as larvae. A conditioning process for the ants is not considered the sole factor, — rather as implementing and extending the function of organic factors (e. g., mouth reflexes). That developmental factors place a distinct limit upon such processes would follow from the difficulty of artificially hatching callow workers of *E. burchelli* into *hamatum* colonies, and vice versa. Comparable results have been obtained for the highly socialized camponotine species (Schneirla, 1952 *b*).

It is suggested that discrete morphological and physiological properties of the individual insect can enter into patterned interrelationships through types of facilitation effective in the group environment. In ants such as *Formica*, it is possible that early discrete mouth-part reflexes may be extended from simple passive feeding, through colony interactions, into active feeding of others and finally into individual foraging (Maier and Schneirla, 1935; Schneirla, 1941, 1952 *b*, 1953 *b*). The conditioning process assumed is doubtless a rudimentary one, with limitations typical for insects, but nonetheless indispensable to the species functional pattern.

In insect colonies, other individuals are prominent environmental agents facilitating such integrations, thereby being somewhat equivalent to the role which the general environment may serve in solitary insects. In social insects, relationships of this kind are indispensable for the functional patterns of individual and group. General colony function in the army ants depends upon adult responsiveness to the brood, which through its physiology and activity furnishes attractive and excitatory tactual and chemical stimulation. The regular rhythmicity which is essential to the species behavior pattern as well as to colony unity depends upon such relationships (Schneirla, 1938, 1952 *b*). When active larvae are present, intensively exciting the worker

population, large raids and regular nomadism are the rule; when the brood is quiescent and social stimulation low, raids are small and emigration absent. These findings offer strong support for extending the Wheeler (1928) concept of trophallaxis to all classes of stimulative relationship among individuals in the social group, rather than merely to « exchange of food » (Schneirla, 1946, 1952 *b*).

In the insect social system, each type of individual enters into group relationships more or less indispensable to the species pattern. In the army ants, for example, the prodigious ovulation processes of the queen come into action for short periods of a few days at regular intervals somewhat more than one month apart. This is of great importance for the Eciton functional cycle, since it determines the timing of broods which in turn governs timing of the cycle through predictable brood excitatory effects.

At first sight, time relations in the functional pattern might be attributed to an endogenous control in the queen, who becomes physogastric and delivers a new brood approximately midway in each statary phase. But recent findings show that the queen is brought into this condition by a critical extrinsic effect (Schneirla, 1953 *a*). The specific cause arises anew near the end of each active or nomadic phase, when the larval brood then present is nearing maturity. A few days before this phase ends, the larvae begin to undergo a glandular change which underlies the cessation of feeding and the approach of cocoon spinning (Lappano, unpubl.). At this point, although feeding less and less, the brood is constantly more active and capable of stimulating the adult population increasingly. The queen soon begins to feed voraciously, but this is probably not an automatic reaction to the mere presence of abundant food. More likely, she is started and maintained in the process by an intensified trophallactic stimulation from the excited workers, and augmented social stimulation should increase her capacity to consume food. A recrudescence of the fat bodies soon begins and with a maturation of eggs in the ovarioles causes her gaster to swell. These processes accelerate and reach their peak toward the middle of the statary phase, when the actual egg-laying episode occuts.

This theory finds a natural test. A second physogastric episode begins near the end of each statary phase, when reflex activities of the nearly mature pupal brood stimulate the workers to larger raids, thereby indirectly causing a food surplus (although the brood is still enclosed and not feeding). But soon after the new brood of workers has emerged from cocoons and a new nomadic phase has begun, physogastry in the queen in cut short. Evidently a large-scale feeding by callows, reducing the food, and a diversion of workers to trophallactic relations with callows, account for the abrupt return of the queen to the non-reproductive condition. This condition persists until the current nomadic phase nears its end, when a new episode of egg-production begins and advances to completion.

It seems clear that the normal reproductive episode of the queen is initiated extrinsically and can complete itself only when the essential extrinsic

conditions persist. The necessary cause evidently lies in a complex relationship arising periodically between brood and worker population, an interaction indirectly introduced through the queen's own function at an earlier point in the cycle (i. e., when the preceding egg-batch was laid). The cyclic pattern thus is self-rearoused, so to speak, in a feedback fashion. This rearousal is timed with relative precision and is therefore the product of a

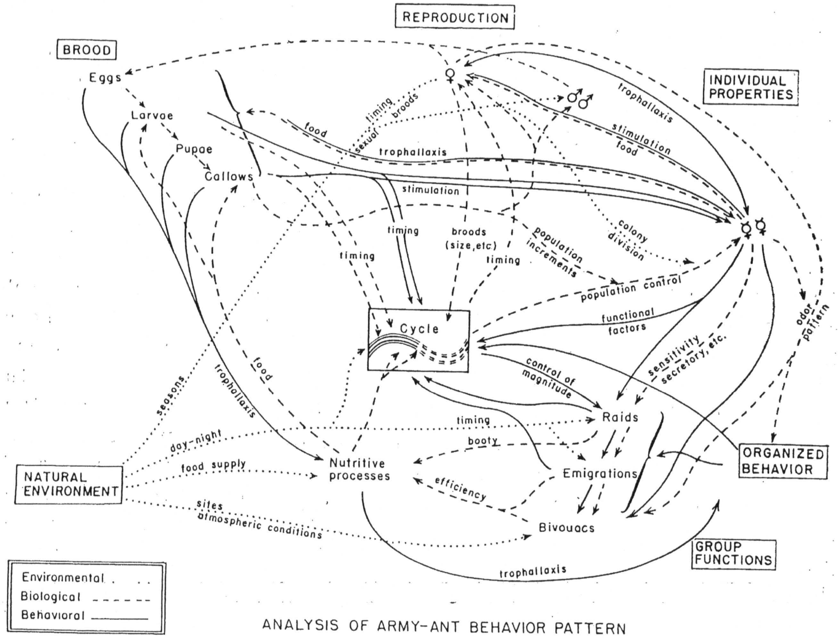


FIG. 1. — Schematic representation of the behavior pattern of terrestrial army ants. Major sources of identified influential factors (e.g., natural environnant, brood, etc.) are indicated marginally, the principal interrelationships demonstrated are suggested by appropriate arrows indicating the direction of the respective effects. The resulting rhythmic functional pattern, suggested by the « cycle » in the center box, is discussed in the text.

reciprocal relationship between queen and colony function, not of a timing mechanism endogenous to the queen. Essential to the timing of intervals is the duration of developmental stages in the brood, which owes its regularity particularly to the bivouac as ' brood incubator '.

The schema of the Eciton functional cycle, in figure 1, indicates that the interrelationships of the principal contributive factors and their recurrent effects upon the system are numerous and varied. Relationships with the physical conditions of the general environment, under which the pattern has evolved, are crucial. As one example, heterogeneity in the operating terrain is indispensable for execution of the typical raiding-emigration sequence

(Schneirla, 1944). There is also the diurnal cycle to which the timing of daily raids and nightly emigrations is geared in the terrestrial species. Light sensitivity, although unimportant for orientation, thus is a key factor in the cyclic pattern of these species. Emigration in the terrestrial species normally occurs in the evening, at the one time of day when atmospheric conditions are most nearly homogeneous throughout the forest and sufficiently near the brood optimum to permit exposing this delicate part of the population during the change of colony base (Schneirla and Brown, 1954).

The complex Eciton cyclic pattern therefore arises through the diverse interrelationships of its component processes, — the morphological, physiological, behavioral and environmental factors which interact under given conditions. The organization does not pre-exist in the heredity of any one type of individual, — workers, brood or queen —, nor is it additive from these alone. The organic factors basic to the species pattern have evolved in close relationship to the general environment, which therefore supplies key factors essential for their contemporary integration into a functional system.

« MATURATION » AND « EXPERIENCE »
IN BASIC VERTEBRATE ONTOGENY

The concept « maturation » in modern morphogenetic theory includes, with growth as such, the excitatory and stimulative effects that arise through growth processes and influence further stages of development. Development is much more than growth therefore. This definition suggests a need to broaden the traditional view of « maturation » as the direct or specific effect of growth processes on development. Their indirect effects, and their interaction with surrounding conditions, can become cumulative. A broader causal pattern is suggested by Holt's (1931) view of self-stimulative relationships in the development of coordinated movements.

The actual breadth of the pattern of relationships governing early behavioral development on different vertebrate levels is not well known. Locomotion is frequently taken as a critical case, and Coghill's (1929) classical experiment with larval salamanders is accepted as demonstrating an innate intraneural determination of coordination. Yet this experiment was not an analysis of function; it was a histological and descriptive study which disclosed a parallel course in the appearance of successive new types of neural connectives and the respective phases of a series of locomotor changes. The functional aspects of the correlation remain unclarified.

The experiment of Carmichael (1926) with drugged salamanders has been widely accepted as eliminating peripheral factors in favor of a neural determination of functional development. When embryos were drugged with chloretone to prevent movement during development, the experiment-

reported that within 30 minutes for recovery from the drug, adult specimens swam in a manner « indistinguishable » from that of control animals. But Fromme (1941), repeating and extending this experiment with tadpoles, did not altogether confirm this conclusion. In his investigation the recovered experimental subjects differed from normals not only in a slower swimming speed but also in details suggesting deficiencies in coordination, when time-conditioned drug effects were controlled. Particular deficiencies were noted in an experimental group chloretonized only during the advanced stage of « partial movements. » Fromme concluded that « without opportunities for the practice of rudimentary movements, the earliest swimming does not compare favorably with that of a control group. » It should be noted also that in such experiments, the role of other possible factors such as subtle afferent effects has not been excluded.

Coghill's view that an initial generalized pattern is primary, with partial patterns individuating secondarily from it, is a broad generalization which seems to require secondary qualification. The concept of a pre-set total neurogenic pattern, subsumed under such generalizations, only roughly fits available evidence. Early generalized activities are variable and not too well patterned. On the other hand, discrete activities may appear very early, as Kuo (1932, 1939) found in embryonic chicks, and Carmichael and Smith (1939) in early guinea pig embryos from which they readily elicited local responses with low intensities of tactual stimulation. So many conditions determine the extent or inclusiveness of movements at different stages (Werner, 1940; Carmichael, 1951) that variability and flux deserve equal emphasis with broad patterning in early action. Windle (1940, 1950), in fact, holds that the earliest responses to stimulation are local reflexes, which provide a basis for the integrated patterns of later stages.

The alternatives for the causation of patterning in ontogeny are not simply *growth vs learning*. Doubtless, mechanisms like some of the vestibulo-ocular reactions « are not patterned by training but are laid down directly in growth », *somehow*, as Sperry (1946) concludes from his study of compensatory eye movements appearing in tadpoles without optic nerves. But the « laying down » would (even here) seem to be a matter of *development*, of intraorganic interrelationships involving other tissues, organs and even systems, rather than just an accretion of tissues, or *growth* specifically. As a matter of principle, the possibility of even wider relationships cannot be excluded.

Apparent support of a pre-determination of behavior by a neural control from specific centers is found in the investigations of Hess (1949), in which, for example, during electrostimulation of different localities in the cat's hypothalamus, movements suggesting activities such as feeding and sleeping appeared, although unrelated to the present external situation. As Lehrman (1953) points out, Hess himself does not conclude from this that a strict localization of functional control exists in the hypothalamus, and variations in afferent input may account at least in part for the discovered temporal varia-

tions in responses to localized electrostimulation. Moreover, as Masserman (1941) found, such « pseudo-affective » reactions obtained by electrostimulation of the hypothalamus differ strikingly from the normal in a number of respects. It should be emphasized that these experiments involved the adult stage only. The role of peripheral loopline processes in normal central coordination may have been underestimated. Thus in the adult cat, Gellhorn, Loella and Ballin (1954) found the responsiveness of cortical auditory and projection areas in lightly anesthetized subjects appreciably increased through peripheral application of nociceptive (« pain ») stimuli together with the respective exteroceptive stimuli. Strychnine tests indicated that this is a result of interactions of cortical projection processes with impulses set up in the hypothalamus through nociceptive stimulation.

Adherents of the Lorenz theory often attach considerable weight to certain results from studies on locomotion in fish and amphibians as evidence for an innate central nervous determination of behavior in vertebrates. One such study is that of Weiss (1941), who obtained motor activity in a transplanted salamander limb which had motor connections only with a deplanted section of spinal cord. In the absence of afferent connections, the movements may be attributed to spontaneous neural impulses from the displaced section of cord. But the actual relationship to normal behavior of these effects and of spontaneous discharges such as those recorded by Prosser (1936) from isolated arthropod ganglia has not been established. There also are numerous technical details opposing an unequivocal interpretation of such results (Gray, 1950).

The findings of von Holst (1935, 1950) with the teleost *Tinca vulgaris* and other fishes are often taken to support an innate neural determination of coordinated locomotion. But Lissman (1946), in experiments with dogfish in which *all* afferent inlets to the central nervous system had been removed, could not obtain such automatic central control. Rather, carrying deafferentation beyond a certain point abolished the rhythm completely. Although positive conclusions await further evidence, it is indicated that the central control in this case depends upon some intact peripheral connections. Since previous experiments have concentrated on mature animals, there is an unfortunate lack of evidence concerning how neural coordination may be established through earlier development in such activities.

Of course nothing is to be gained by minimizing neural capacities for organization appearing through development (Lashley, 1947; Hebb, 1949). To throw needed light on the condition of such functions through ontogeny, let us hope that further studies will involve comparisons of neural control in immature and in adult stages. With respect to hypothalamic functions, it is conceivable, for example, that in the adult, central control may have usurped the role of peripheral functions indispensable in early development. Hence the James-Lange and Cannon theories of emotion may both be valid but for different stages. In regard to the coordination of locomotion, however, Lissman (1950) concludes that,

' ... the proprioceptors may well determine the disposition and the state of activity of the central nervous system more permanently than is often assumed. '

And this, after all, is only one of the peripheral systems to be considered as influencing central coordination. The complexity of such relationships would appear to underlie findings such as those of Aronson and Noble (1948), who in a systematic operative exploration could not resolve an amphibian behavior pattern, that of mating, into a control of its components within respective neural centers.

There has been a considerable number of observational studies on vertebrate ontogeny, summarized by Carmichael (1946, 1951). These studies, although impressively detailed, exhibit a chiefly descriptive character and a general shortage of systematic analytical procedures which may stem from concepts of an ontogeny dominated by the maturation of predetermined « growth » processes. A concept of maturation thus circumscribed does not seem valid for any stage of development including the earliest and for any vertebrate including the lowest classes. It would seem useful to define the concept more broadly to cover interactions within the developing organism, cumulative from stage to stage, without assuming any sharp cleavage of these processes from Changes introduced by extrinsic conditions.

For a discussion of this point at an elementary level, we may refer to some findings of Tracy (1926) in his studies of toadfish ontogeny. The early larva of this fish lies quiescent on the bottom for successive intervals, but intermittently exhibits quick jerking movements, called « spontaneous » because they have no apparent extrinsic cause. According to Tracy's analysis, these movements occur through the presence in the blood of metabolic products, accumulating as growth processes reduce available oxygen during each quiescent period. At a critical point in the buildup, an intrinsic excitation somehow occurs. The existing biochemical condition may either cause the direct firing of motor neurones, or may alter thresholds so that sensory impulses from other sources excite motor discharge to muscles. The rhythmicity of the process may be due to the fact that each movement phase alters the embryo's condition so that a further resting phase may ensue, in which metabolites accumulate to the point of setting off another movement, and so on.

These early movements are endogenous in the sense that their basis is mainly within the organism. But for their occurrence, not only must there be interactions of metabolic processes within the embryo, but also interactions of these processes with extrinsic conditions. The point may be stressed by taking up an interesting conclusion of Tracy's, to the effect that if external conditions could be kept constant, the organism's activities would be determined by its own life processes. Such statements can be misleading. What this *cannot* mean is that extrinsic conditions ever are passive or neutral, much less dispensable, for the developing organism is in constant and progressively changing interaction with its medium. This principle becomes increasingly significant for development as it advances to organizations of processes which include as subordinate the biochemical and other basic functions.

From the initial stages of development, extrinsic conditions are thus implicated in developmental processes. They are not to be included within « maturation » as defined, yet they influence development and activities constantly and vitally. These effects constitute instances of « experience », defined as *the effects of extrinsic stimulation upon development and behavior*. This concept may be only roughly apposed to « maturation » in its significance for development. It denotes a wide range of phenomena, from the influence of biochemical changes and growth-induced activities to an afferent input variously aroused, with possible trace effects not usually classed as « learning » (e.g., cases of sensory adaptation). It is only at later stages that learning, a higher order of process resulting from « experience », contributes to behavioral development.

No absolute or sharp distinction is intended between these concepts of maturation and experience at their border-line, which may be considered a common zone of overlapping functions. As McGraw (1940) pointed out with respect to attempts to distinguish « maturation » from « learning » through a separation of stimulation from extra- and intraorganismic environments, respectively,

« ... the definition is confusing and calls for a clarification of the terms *organism* and *internal and external environments*. » ... « To what are these environments internal or external? »

Stimuli at first effective externally may, at a later stage, function througth their organic traces, as admitted by and in interaction with new orders of function which have entered meanwhile.

Undue stress upon one of these concepts to the exclusion of the other must give a misleading picture of behavioral development. For example, Grohmann (1939) reared young pigeons in narrow tubes intended to prevent incipient flight movements, yet in free tests at the age of normal flight these birds were judged equal in their flying to previously unrestrained controls. This case has been cited (e.g., by Tinbergen, 1951) as evidence for an innate control and against experience. But developments contributing to actual flight may still include wing-muscle contractions despite enclosure within a tube, as well as wing movements known to occur in embryonic stages (Kuo, 1932). Also, developmental functions preliminary to flight may be very different in various species of birds. Thus, young turkey vultures kept by Dennis (1941) in restricted quarters until the normal flight time showed poor balance and could not fly on release, without further experience in the open. Was this a case of muscular weakness, or was it lack of experience? — What is experience? Tinbergen (1951, p. 132) mentions observations of butterflies and dragonflies which, when disturbed after emergence, made long flights without benefit of incipient flight movements. But previous developmental relationships may actually be relevant in cases of this kind. Also, after such insects emerge, there is a process of wing spreading attended by local actions

as the wings dry, which obviously involves a facilitation of respiration to the point necessary for flight. It is not clear how peripheral loop-line relationships and their build-up can be excluded from the development of nervous control in such mechanisms.

The principles of behavioral organization are not to be satisfied by *a priori* postulations of innate organizing centers, but must be worked out in investigations appropriate to each type of behavior. For this purpose, Kuo (1932) directed his attention to the embryonic history of pecking in the domestic fowl. He recorded a time table of events as viewed through a window made in the shell, and in this way could also work out interactions. He traced the development, from indistinct beginnings, of three general kinds of activity significant for the adult pecking pattern. These were, the head lunge, bill-opening and -closing, and swallowing. The head movement first occurs passively as the head, bent down and resting on the thorax, is pushed upward and falls back rhythmically with the heart beat. On the fourth embryonic day a more vigorous nodding movement is observed, interpreted as an active response of the head to touch or to neural irradiation. After the sixth day, flexion of a leg may brush the toes against the head. eliciting a head movement. Such movements are reflexlike in the sense that they are local and automatic, — but at the same time they are at first highly variable in form, a feature only partially reduced at hatching. In the course of time, limited integrations appear between the activities of head, bill and throat. At about the eighth day head-nodding may be followed closely by opening and closing of the bill, very possibly through the effect of nervous impulses irradiating from the head action. This movement in time gains increased frequency and amplitude, so that after the ninth day bill-clapping admits fluid into the mouth. Swallowing may then occur, probably as a reflex response to the sensory effect of amniotic fluid drawn into the mouth. A few days before hatching, when the head lifts and thrusts forward, beak-first, opening and clapping of the bill may follow, often with swallowing. All of these movements now are somewhat less stereotyped than before, and would seem to have come predominantly under neural control.

At hatching, the interconnection of these activities is at a relatively low point, with each « component » still variable and remote from its condition in the adult pecking pattern. Then a critical new feature enters :

Visual arousal of the lunge on visual stimulation. As suggested by Maier and Schneirla (1935), this response may be aroused *de novo* by visual effects through a diffusion of impulses from the optic lobe into adjacent mid-brain centers, thereby setting off neural mechanisms previously established in terms of a tactual control of the head lunge.

These results seem best accounted for not in terms of an initial central nervous organization, but by an inclusive organization which emerges from the processes and interrelationships of maturation and experience as we have defined them. The eventual components are only vaguely suggested in the unformed, variable and unorganized events of earlier stages. Each component has its own developmental history into which many causes, both directly and indirectly related to organic growth, may enter. Thus tactual effects which at first accompany head movement incidentally, may acquire a direct neural control over this response through the formation of a functional neural pattern, — an elementary conditioned response. In each stage, maturation gives rise to effects which influence other activities occurring at the same time and also, through contiguous neural traces, form new integrations influencing further stages. Experience here means the relationship of the organism with its own activities in self-stimulative processes, as well as with its extra-organic situation, at each stage. Typical « experience » in the egg, arising through and related to growth processes, thus seems essential for the normal development of head lunge and other components of the eventual pecking pattern. For the advance of the entire sequence of events, the involvement of feedback processes and their trace effects upon later stages is indispensable.

An efficient pecking response appears after hatching through a discrimination-motor learning in close relation to and in dependence upon further maturation. Studies of this learning process, with due attention to the role of maturation, have been carried out by Shepard and Breed, Bird, Cruze and Padilla (see Maier and Schneirla, 1935). The eventual neural correlation pattern of food-pecking evidently arises as the composite product of an inter, play of forces variously introduced into the typical growth situation. Although the contributions of physical growth are of course indispensable, their role alone is insufficient for the rise of the normal pattern or any other. Also indispensable are the wider reactions into which the growth factors enter as partial contributors. When these wider relationships are changed, the outcome is not the species-typical one. Thus in the experiment of Padilla (1935), a critical change in the post-hatching situation of the chick facilitated the establishment of a pattern significantly different from the typical one.

It would seem to be the prevalence of an intimate, dynamic relationship between the factors of maturation and experience that renders analytical study of behavioral ontogeny so difficult. Methods must be devised appropriate to the complexity and subtlety of these processes and their trace effects influencing later stages. In such work, little may be expected from attempts to estimate the specific or the proportionate contributions of the innate *vs* the acquired in ontogeny (Howells, 1945; Anastasi and Foley, 1948). It is another matter to attempt an appraisal of maturational effects as limiting capacity to change through experience (McGraw 1940, 1946). An example is Shirley's (1931) reference to a cephalo-caudad maturational gradient underlying a described ontogenetic sequence of motor changes in the human infant. This is essentially an introductory procedure for appraising how far development has progressed at given stages, and is not the same as attempting to estimate the overall weight of « maturation » as against « learning » in the particular animal. The latter practice can become a dangerous limiting influence in research and theory, especially when one member of the pair is favored unduly. It is thus probable that Gesell (1945, 1950) carried the

idea of « maturation » conceived as an innate « growth plan » much too far in his theory of behavioral development in the human infant. For a true picture, « experience » factors must not be held from consideration until advanced ontogenetic stages are reached.

« Experience », as the term is used by Beach and Jaynes (1954), concerns only cases that involve learning and habit acquisition more or less specifically. But the meaning and relevance of the « experience » concept as used here subsumes *all* types of relationships dependent on extrinsic conditions, including gains through « learning » as one type. Learning concerns only a part of the range of relevant experiences, — a chronologically later and more specialized part. For example, indications of conditioning have been reliably identified by Munn (1940) and by Moore and Welch (1940) in the swimming stage of larval amphibia, but we have suggested intrinsic-extrinsic interactions for stages much earlier than this, the organic trace effects of which must be considered as factors in later development. Not the earliest, but an important concurrence of this type, is suggested by the coincidence of a proprioceptive or other organic-arousal process with an exteroceptive effect, as illustrated in Kuo's results. Carmichael (1936) suggested that through such combinations of events, transition to an exteroceptive control might begin and advance, with the stimulus-response pattern thereby assuming a more specific form. Such processes in early stages cannot be expected to fit traditional notions of conditioning.

Prenatal conditioning thus far has been demonstrated only on the bird and human levels. Gos (1935) obtained a specific conditioning of general movement to vibration after the 16th day in the chick embryo; Hunt (1949) after 15 days. The human embryo has been conditioned by Ray (1932) and by Spelt (1948) after 6 1/2 months. The criteria of conditioning appeared broadly satisfied by the results, although the Wickens (1939) rightly questioned whether the ordinary type of conditioning is closely duplicated in the embryonic stage. Significantly, at 10 days in the chick embryo, before a specific conditioning was demonstrable, Gos began to notice signs of habituation to experimental stimulation. Very possibly, with adequate techniques, changes of a simple order may be demonstrated at still earlier stages. Thus far, conditioning *in utero* seems to be characteristically rather generalized, variable, and unstable in its trace properties. It is likely that, whatever their degree of specialization, processes involving the consolidation of the trace effects of experience must be reckoned with as implementing maturational processes and as indispensably interrelated with them at all stages.

THE « NATIVE » AND THE « ACQUIRED » IN STIMULATION AND PERCEPTION

Objectivity in attempts to appraise an animal's relation to its environment always is influenced by our own perception, which inevitably colors our notions of the adjustment (Schneirla, 1950). From this standpoint Lehrmann (1953) has criticized Lorenz's view of the external stimulative effect, conceived as « releaser », triggering off an innately organized neural center and thereby eliciting the appropriate instinctive act.

The stimulative effect in « instinctive » behavior tends to resist analysis as to its nature, and unfortunately we are too much limited to general impressions which are likely to be unreliable. But the difficulty is only increased by referring to situational adjustments as « perception » in widely different animal types from psychologically lowest to highest (Schneirla, 1948, 1949). The risk is distorting the actual relationship of situation and animal. As an example, Hertz (1931, 1933) found that untrained bees in their initial visual tests approached most readily the stimulus cards of greatest contour richness and inner detail (e. g., paddlewheel figures as against crosses). This spontaneous response opposed training, although von Frisch (1923) and others had conditioned bees to brightness, color, and odor differences. Some writers are inclined to interpret the Hertz finding in terms of a fairly complex configurational process comparable to mammalian pattern perception. However, Wolf (1933) found that bees were attracted more readily to rapidly flickering stimulus areas than to slowly flickering areas. He concluded from these and other facts, and in consideration of the poor analyzing power of the bee's eye, that flowers are visually effective for the bee in flight according to the gross effects of intermittent visual change rather than to their unitary figural patterns as such.

The specialized response of the bee is selectively determined first of all by the properties of the receptor and afferent-neural system and not a hypothetical neural releasing center. The afferent mechanism, a product of development, puts the organism directly into relationship with the kinds of external situation under which these mechanisms have evolved. Many other spontaneous responses of insects may depend comparably on receptor properties, for example as responses to air vibrations first depend upon the properties of chordotonal organs or related receptors in insects. The corresponding processes seem to be more adequately characterized as « sensing » than perceiving.

A promising contemporary theory of perception, that of Hebb (1949), describes a process through which cumulative neural organizations arise through further experience in external situations. Perception, the capacity

for appropriately organized adjustments to the sensed situations according to their properties, is viewed as additive, starting virtually from zero and progressing to further specializations in dependence upon opportunities for experience and capacity for change through experience. Thus, rats raised in darkness need about six times as many trials as normally reared animals to master a discrimination of vertically from horizontally striped fields (Hebb, 1949). Comparable evidence for other vertebrates will be taken up presently. In the perceptual task itself, the configurational effect evidently is gained essentially through learning, aided in still unidentified ways by early experience.

One difficulty with terms such as *releaser* is their ambiguity. Even if this term could be limited to the elicitation of spontaneous reactions not dependent upon specific experience with the object involved, the concept of triggering off an innate neural coordination remains unsupported. Nor does « releaser » seem applicable to conditioned stimuli, which must be qualitatively different from those arousing spontaneous responses in their corresponding organic mechanisms, and not merely in the number of items as Baerends (1950) concludes. This view finds support in results to be considered.

Stimuli eliciting « spontaneous » reactions (thus termed for convenience) seem to be simple and generalized, not configurational. The ant guest, for example, does not appear to be initially attracted to the ants as stimulus constellations, but to effects such as odor. The conditions under which impulses through different sensory channels can be equivalent in evoking a common response, as described under the Seitz concept of heterogeneous summation (e. g., Tinbergen, 1951), are not clear. The best examples of this phenomenon seem to exist in the class of postural and locomotory control (e. g., Friedrich, 1932). More specialized types of adjustments often are dominated by specific afferent mechanisms, as in the plant responses of phytophagous insects, frequently odor-specific evidently by virtue of a biochemical aspect of the receptive process (Dethier, 1947).

The influence of afferent equipment in early behavior in higher vertebrates usually depends upon wider properties of the organism. In birds and mammals, the initial « naive » receptor-influenced responses in many cases soon become specialized in species-typical ways. For example, chicks and ducks show differences in their initial encounters with water, due in part, Schooland (1942) thinks, to differences in temperature sensitivity of the feet. Influenced by this afferent property, and also by visually-dependent pecking tendencies, a characteristic water-reaction soon becomes established in the first encounters. In the rise of incubation and nesting in birds (Tucker 1943; Davis, 1945), a hormonally produced condition of seasonally increased tactual and temperature sensitivity in specialized ventral areas known as « brood patches » is considered basic. But a considerable amount of variable, random activity is required in the organically disturbed bird before the typical locality adjustments of nesting and incubation can be worked out (Craig, 1918; Lehrman, 1953). Comparably, a hormonally increased temperature sensitivity may be allotted a major role in the « working out » of nest-building activities in parturient rodents (Kinder, 1927).

Doubtless the relation of afferently determined susceptibilities to spontaneous reactions must be established for each type of organism, in terms of prevalent extrinsic conditions. Often the key effect is relatively simple. For example, the nestling herring gull typically pecks at the parent's bill in the feeding situation, and through tests with models Tinbergen and Perdeck (1950) found the critical factor to be a red patch on the adult bill. By varying the position of this spot on the models, these investigators found that the young bird would peck most readily when it was placed near the tip of the bill. The simplest interpretation would seem to be that the spot is effective according to its degree of prominence as a moving object, — i. e., on the head it is moving axially and more slowly, near the bill tip circumferentially and faster.

In lower vertebrates, the controlling effect in spontaneous reactions seems more understandable in quantitative than in qualitative terms. Thus the visually-determined « lunge » responses common in fishes, amphibians and reptiles are elicited most effectively by moving stimuli of small area. Toads snap in dependence upon such properties and not the nature of the object (Hönigmann, 1945; Freisling, 1948). Critical for the response seems to be energy of the delivered stimulus effect; thus toads snap at small moving objects with the tongue alone, at larger ones with the jaws assisted by the forelegs, but still larger ones bring withdrawal (Eibl-Eibesfeldt, 1952). Specific details mays acquire a limited effectiveness as modifiers of the spontaneous response through conditioning (Schaeffer, 1911; Cott, 1936; Eibl-Eibesfeldt, 1952).

Facts such as the above suggest that the mechanism of a spontaneous reaction may depend upon some general organic relationship, such as a critical ratio between afferent, neural and effector thresholds. Deficiency in central nervous correlation capacity seems to be a prime condition, since stereotyped, spontaneous response tendencies are strongest in animals with the lowest supply of internuncial neurones. It may be the resultant dominance of specific peripheral conditions over simplified neural channels that makes spontaneous responses so resistant to reversal through conditioning. Ehrenhardt (1937) found that in its initial visual response, the lizard *Lacerta agilis* snapped most readily at figures with smooth outlines, least readily at those with more varied outlines (e. g., at squares as against circles). In conditioning tests, with stimuli close together in preference, although limited changes were possible, reactions to extremes such as circle *vs* cross could not be changed in as many as 850 trials. The neural changes of conditioning may thus be effectively resisted by the wider base of stereotyped response in the organism, fixed through organic development.

When the area of a stimulus model is varied experimentally, and the smallest sizes produce « feeding » responses, intermediate sizes « courting », and still larger sizes « fright » or « attack » (as is typical in fishes and many

other lower vertebrates), the underlying response mechanisms would seem to have evolved in relation to the usual energy effects of the respectively different external situations. Thus there tends to be a correspondence in different animals between body size and the magnitude of stimulus thresholds critical for the respective reactions.

The actual effect of a stimulus situation may elude identification through the observer's tendency to offer a diagnosis dependent upon apparent adaptive significance. There is a well-known experiment (Tinbergen, 1948, 1951) in which an airplane-shaped model of a « bird of prey « elicited alarm and escape reactions from young nestling birds when moved over them with the « short-neck ' end first, but not when moved « tail-first ». This appears sensible since it is the way a man first recognizes a hawk. But the initial effect on young birds may be simple and perceptually non-qualitative, perhaps a shock reaction produced by a sufficiently abrupt stimulus change rather than anything more specific to a « bird of prey flying overhead », — a hypothesis of mine discussed by Ginsberg (1952). This idea finds support in a study by McNiven (1954) with nestling young of various birds, which showed disturbance when an airplane-shaped model was moved rapidly overhead, but not when it moved slowly, *whichever end was in advance*. The artifact method requires careful control against subjective impressions of what common external object or situation the test model may represent to the animal. « Short-neckedness » in the above situation is a cue to the human observer, a perceptual « sign » indicating an innate escape reaction to him but not necessarily to the bird. The animal's actual relation to the situation and its developmental basis may be very different from what the « sign » interpretation suggests.

The « isolation » technique is often considered a critical means of appraising the contributions of the normal environment to the species behavior pattern, and even as the one crucial way of separating « innate » from « acquired » in behavior (e. g., Tinbergen, 1951). But actually, isolation may involve only a relative change from the situation typical for the species (Riess, 1950). The effect of the « normal environment » is not readily diagnosed, and the possibility must be considered that altered situations (e. g. « isolation ») may contain extrinsic effects more or less equivalent to those, regarded as species-typical. Isolation merely shows what responses may be obtained in divergent situations. For example, Craig (1914) found that young male doves raised in isolation from species mates, upon sexual maturity would give their mating responses to a miscellany of objects, including the human hand or foot. Such results tell us only that the « abnormal » stimuli are somehow equivalent to the normal one, the species mate. The isolation technique, then, is essentially an introductory means of finding what behavior can appear under different conditions. But what the situation of isolation may have contributed to the observed behavior may not be altogether different from what associations with species mates may contribute normally. In simple logic, the « isolated » animal is not shut off from itself; it is obviously

no less a member of its own species, and thus may present *to itself*, through the processes of its own development and self-stimulative associations, at least some of the influences which normally affect later species associations, as in mating. This must be determined experimentally.

Pattie (1936) reported an « innate gregarious tendency » in chicks raised in isolation; Howells and Vine (1940) described a limited differential association with species mates in chicks raised with mice; and Schooland (1942) found a similar gregarious tendency in chicks raised with ducklings, interpreted not « ... in terms of the differentiated environment », but « ... as rooted in innate constitution ». Does ' constitution ' as used here exclude environmental relationships after hatching? The possibility should be tested that the isolated chick, peeping in situations of organic relief as when fed or warmed, may « develop » a tendency to approach the source of such species-typical stimuli, hence species-mates in the tests. — The « tendency » demonstrated in these studies is partial, relative and quantitative —. Such conceivable relationships are based on still earlier stages of development. An isolated chick even when satiated will resume peçking when pecking sounds are heard. By the criterion of isolation this response becomes ' innate ', but what is its actual basis?

Parr (1937) excludes the possibility of self-stimulative gains in an isolated fish, which, without appendages, cannot touch himself and thus become acquainted with his own body. Even occasional natural miror effects are excluded. The argument is that the psychological capacities of these lower vertebrates would not permit sufficient gain from occasional self-stimulative experiences to affect later associations with the animal's own kind. This seems reasonable with respect to total, integrated impressions, but should not be taken to exclude limited experiences through repetitive partial effects as with a self-produced chemical exuded under given conditions, or occasional direct glimpses of a specific part of the body or of the whole as an area. Although psychologically incapable of learning an organized self-reference perception, these lower vertebrates may be prepared through such partial experiences to react to species mates as more than « foreign objects ». The value of such relationships through experience presumably is greater for most birds and more contributive still in mammals.

The psychological inferiority of lower vertebrates as compared with man in this respect, although difficult to appraise, is probably not absolute even when judged in terms of the adult stage. But it is great, since man, as Hallowell (1954) concludes,

« ... through language and reflective thought is able to integrate perceptions of his own body and his personal experience with a meaningful concept of self that is the common property of other groups of his society. »

The difference no doubt is least marked when man is in the prelinguistic stage of his individual perceptual development, before a well-integrated self-perception of the « body-image » type has been established. Then his gains, more like those of his closer mammalian relatives, come through self-

stimulative, environmentally linked contiguities experienced in connection with basic adaptive adjustments such as locomotion and feeding.

Developmental relationships are often judged too narrowly as concerns the distinction of maturational and experiential contributions. For instance, conceptions of the ontogeny of bird song have changed since the finding (Scott, 1902, 1904; Conradi, 1905) that singing in many species is influenced by early auditory experience. But other species have been viewed as independent of this factor, as in the roller canaries which Metfessel (1940) found singing recognizable parts of the species song after isolation from hatching. To say that the first type learns its song, the second type has the pattern innately, would be superficial. In Metfessel's isolated birds, organic factors in the development of singing are suggested by the « fatigue curve » trend of individual tours when graphed. The influence of self-hearing experience is suggested by the fact that the order of elements varied and was different from the normal; also, the song tended to be higher in pitch, the song elements were modified when tones were experimentally introduced, and later group experience changed all songs toward the median. The higher pitch may have been due to the fact that isolated birds, more excited and tense than socially-raised birds, produce and hear higher tones than do the latter.

We have postulated one common characteristic among all cases of development :

Namely, they come about through continuous interactions between intraorganic developmental processes (maturation) and the effects of extrinsic conditions (experience). Hypothetically, gains from experience may represent very different types of process, contrasting orders of organization, from direct physiological effects of limited scope to the most advanced patterns of learning. The lowest orders of interaction predominate at early developmental stages, — qualitatively more advanced orders (including learning) enter later, based on the accomplishments of preceding stages. The phyla, and the vertebrate classes, differ in their respective capacities for reaching higher orders in maturation, in experience, and in the interrelationships of these (Schneirla, 1949). Therefore, learning cannot be viewed as superimposed upon the effects of maturation and sharply separable from them; rather, these processes occur together in close interaction. But since learning subsumes earlier developmental processes and often therefore represents larger changes, its effects tend to be more discernible than those of simpler orders of experience.

How shall we differentiate gains through learning from other gains through experience as defined above? Attempts to distinguish learning from other processes in development presuppose a more exact knowledge of learning and its organic basis than we now have (Hebb, 1953). Cases of learning, simple or complex, seem all to involve the experiencing of sensory contiguities which modify individual behavior by effecting neural changes. But neither S — R theories with their rigid formula, nor cognition theories with their looser one, have been validated for phyletic comparisons or for individual ontogeny on

any phyletic level (Schneirla, 1952 *a*). A theory postulating more than one qualitative process of learning is required. Thus Maier and Schneirla (1935) distinguished conditioned-response patterns from selective (trial-and-error) learning, in that the animal's response in the latter case is fixated in dependence upon changes in the motivational situation. Then, on further evidence, they (1942) distinguished an afferent-afferent type of conditioning from the better known afferent-motor (classical, Pavlovian) pattern, the latter being more wholistic in that a specific change is effected in response control.

In the lowest animal phyla, experience, as we have defined it, is limited to simple, directly effective maturational relationships with learning never involved as a factor. In higher phyla, improved capacities for neural correlation admit learning to varying and increasingly broader roles in behavior development. But attempts to distinguish a stage in ontogeny at which « learning begins », and to separate learning from maturation, are based upon classical notions of learning tailored from the study of adult stages. Simpler forms of change through experience may prevail early in ontogeny, basic to conventionally recognizable signs of learning in later stages. Kuo's pioneer findings indicate how earlier stages may lead into later stages. The earliest changes (as through proprioceptive-tactual contiguities), although variable, imprecise and very slowly cumulative, may nevertheless promote improvements in neural organization essential to the normal succession of stages. Present techniques, although useful to demonstrate what animals can be conditioned in later stages of ontogeny, are insufficient for more than vague glimpses of the form and scope of the process, and admit no view of its antecedent conditions.

Hatching or birth means appearance into a new and complex environment, the occasion for novel behavioral acquisitions arising through a new set of relationships between maturation, growth attainments, and experience. The new environment is a variable, heterogeneous one, only partially equivalent to the former relatively monotonous embryonic setting, and presents new contiguities which promote some striking changes. In many of the changes in birds and mammals, further accessions follow a predictable course in which learning is an essential component. A striking example is the phenomenon which Lorenz (1935) described as « imprinting », after his observation that young goslings, exposed only to the experimenter in the period just after hatching and kept away from species mates, would thereafter follow him but not adult geese. Cushing and Ramsay (1949) were able to form heterospecific groups by placing young birds with a foster mother (e. g., bob-white quail with a Bantam hen) directly after hatching from an incubator. Fabricius (1951), studying imprinting in ducklings of various species, found that the initially effective visual stimulus was not specific, but concerned movement of the attractive object and its parts, and particularly movement-away. A generalized initial effect is indicated by the fact that the size of the « foster parent » could vary within wide limits and that sound (soft, rhythmic effects) was needed in many cases. The imprinted following-

reaction to the experimenter was often interfered with by a tendency to retreat. This effect was found to increase steadily after hatching, which may account for the fact that the period of effective imprinting is relatively short and typically limited to the first few hours after hatching. In some species such interference operates from the start, as Lorenz found with the incubator hatched young of wading birds such as curlews. Turning-to reactions thus may be considered products of pre-hatching stages which at hatching are elicited by « unconditioned » stimuli of a very generalized nature but with the common property of relatively low intensity. In contrast, stimuli of higher intensity (e. g., « disturbances » such as sudden movements), elicit escape reactions (Schneirla, 1939, 1949). The specific stimuli which may acquire a conditioned control over such reactions through early contiguities may produce fixations for inanimate as well as for living objects (Thorpe, 1944 ; Fabricius, 1951). As Whitman (1919) and Craig (1914) reported for pigeons, in some species later affiliations (e. g., in mating preferences) depend almost entirely upon the early environment and contiguities it may introduce. This seems to be a relative matter (Cushing and Ramsay, 1941), since in many others barriers exist which Cushing (1941) attributed to « genetically controlled factors ». These are developmentally-furnished effects, presumably related first of all to species size and other gross morphological characteristics, to which correspond through evolution the thresholds for arousal of « unconditioned » turning-to or withdrawal reactions, respectively.

Evidence on the effects of early experience in later behavior of birds and mammals is summarized by Beach and Jaynes (1954). It is probable that such lists will be enlarged and their meaning clarified when our conceptions improve as to how still earlier experience antedates and prepares for learning, and how these processes are related to maturation in vertebrate ontogeny. As an example, Tinbergen and Kuenen (1939) concluded that the initial visual arousal of the gaping reaction in nestling thrushes is due to excitation of an innate releasing mechanism, independent of experience. But Lehrman (1953) questions this interpretation from his studies in our laboratory with nestling red-winged blackbirds. In these birds, as in the thrush, the eyes open for an interval during the latter phase of gaping at the stage when this reaction is still *initiated* only by mechanical stimuli. Visual movement then would augment the response, as would any other stimulus to which the young bird was sensitive. This may be a non-specific neural irradiative effect. But through this summative effect, an object (e. g., the parent) regularly present and visible at such times may, in its specific visual properties, come to initiate and control the response in later stages. This would seem to explain why, when the « visual releaser » stage is reached, the stimuli which Tinbergen and Kuenen consider « innate » have pattern features like those of an adult outlined above the nest edge. For this process, which actually seems to be a case of conditioning, it is important that from the start feeding accompanies each repetition of the critical stimulus combination (Craig, 1913).

Gains through early experience are likely to be elusive and only indirectly identifiable. In Siegel's (1953) study carried out in our laboratory with ring doves, the heads of young doves were encased in translucent hoods from 3 days of age, starting before the eyes opened, and the birds were fed by hand. Opportunity for visual form definition was thereby excluded to the time of testing as young adults, although there was normal stimulation by light. Then, in learning to discriminate a circle and triangle by jumping from a perch (a response previously conditioned to contact), the experimental doves were inferior to normal subjects, both in the original learning and in further transfer tests. (Condition of the eye and visual acuity seemed normal in the hood-reared birds, which behaved equivalently to normal birds in optomotor tests). Thus in ring doves, experience somehow provides a perceptual basis essential for form perception and discrimination in the adult.

Nissen, Chow and Semmes (1951) deprived a young chimpanzee of opportunities for tactual and manipulative experience, first by binding the arms, then from the fifth week by encasing all four extremities in tubes. When the impediments were removed at 31 months, the animal although not noticeably deficient in general visual discrimination was very inferior to normal subjects in various tests of tactual-motor coordination and in discriminating touched points on the body. In the following four months these reactions improved, but some deficiencies persisted. Grooming behavior and the sounds normally accompanying it were absent throughout. The chimpanzee's normal tactual adjustments to its own body evidently are established through action in experience, as Werner (1940) finds for the human infant. The absence of grooming would suggest an impaired capacity for social adjustment, based on deficient self-stimulative experience in early life.

Hebb (1949) theorized that early experience benefits later learning in the widest sense, and that the benefit is inversely porportional to age. This idea finds support in numerous studies (Bingham and Griffiths, 1952 ; Forgays and Forgays, 1952 ; and Fuller, 1953). Thompson and Heron (1954) raised Scottish terriers under home conditions and later compared them with litter mates moderately or severely restricted in their upbringing, in performance on barrier, delayed-reaction, and other tests. Scores were higher in relation to degree of freedom from restriction in early life. Although the deficit was not specifically defined, the restricted animals seemed handicapped by deficiencies in early perceptual experience rather than by a specific motor impairment. Birch (1945) has shown that chimpanzees lacking the specific earlier experience of « extending » the arm with perceived foreign objects are seriously backward in their ability to use sticks insightfully in later reasoning tests.

The environment does not merely elicit pre-organized mechanisms of behavioral adjustmnet, but is itself implicated in the development of such mechanisms. Isolation experiments do not tell us what is native in the normal patterns, for *if the animal survives*, the atypical situation also must have contributed to the development of some adaptive pattern. For each organism, a range of environmental situations exists, variously deviant from

the normal or typical, in which may arise functional patterns sufficiently adaptive for survival. Techniques of the « isolation » type thus concern relative-abnormality-of-setting rather than isolation in the full sense, and help tell us how far extrinsic conditions may be changed at a particular developmental stage without preventing or altering further development based on the gains of preceding stages.

The « innate differential » of Howells and Vine (1940) we may paraphrase something like this :

Under given extrinsic conditions, admitting given types of experiences to interact with maturational attainments at any stage, some behavior patterns develop more readily than others in each type of organism. The relative ease or difficulty in obtaining any result is a function both of the species genic constitution and of conditions under which a development may be completed. Since, within limits characteristic of the species, different configurations can develop according to the prevailing extrinsic context, the latter factor must be throughout an indispensable contributor to the rise of a functionally organized system.

Postulation of an original isomorphism, or a functional correspondence of stimulus and reaction, presupposes a preformed organization. But the behavior organization eventually obtained is, from the considerations raised, a developmental product and not one that exists initially as a potential or miniature schema. The eventual relations of stimulation or perception to adaptive behavior can arise only through the conjunction of a whole set of conditions requiring interactions of the endogenous and exogenous at all stages. Instead of expanding from a miniature anlage, a behavior pattern must become synthesized through progressive sets of relationships, and real functional isomorphism is an end product. It is not forecast, but requires the cumulative interactions of many factors in the developmental processes of which the species is capable in the given milieu.

If the developmental capacities of the species permit, one or another neurophysiological organization may arise according to the extrinsic context. Thereby, part-processes such as local reflex-like functions, introduced through development, may be incorporated in wider patterns as nuclear or as peripheral components (Kuo, 1939 ; Windle, 1940, 1950). The role of implicated factors may vary greatly according to species. Often an afferent factor is crucial, as in spontaneous reactions to visual movement. In the cat, as Kuo (1930) has shown, this factor is nuclear for the rise of the typical reaction to rodents : pouncing and killing. But it is only one component, and the pattern does not arise in its typical form unless circumstances in early infancy admit other factors (as the pounce ; claws, jaws and teeth — drawing blood, tasting, biting and eating) for which the kitten is also structurally fitted through normal development. In the typical environs, these conbinations are almost certain to rise through experience, permitting the quick formation of an integrated pattern. But, as we have seen, by modifying early experience Kuo was able to produce the patterns of attacking rodents, avoiding

them, or living peaceably with them. Are these alternative patterns all to be considered innate for cats? (Crafts et al, 1938).

PLASTIC DEVELOPMENTAL RELATIONSHIPS IN MAMMALS

On the mammalian level, where successive stages in ontogeny involve the most diversified relationships of maturation and experience in the animal series, variability and plasticity take on new meanings for behavior. Here we find the greatest involvement of *feedback* processes, — a convenient term for relationships in which the functions and activities (i. e., the output) of an organism affect the further course of events in the system that produced them.

There are great differences both in nature and in degree in the capacities of various mammals for such relationships at different ontogenetic stages. Carnivores for instance are doubtless much more limited shortly after birth than ungulates; when the former are still low in sensory, neural correlation, and other capacities, the latter relatively mature with prompt use of visual sensitivity and quadrupedal locomotion (Cruikshank, 1946). Early adjustments in newborn puppies center predominantly around reactions to a « tactile deficit » (James, 1952) ; kittens improve within the first few hours in finding the mother and their individual feeding stations, utilizing sensory effects gained actively through the individual's own movements (Rosenblatt *et al*, unpubl.). As these processes vary, we should expect to find important differences in behavior development at later stages (e. g., mating). For cats, as scattered reports indicate for other mammals, an early life apart from species mates accounts for later inhibition of mating reactions, in part through disturbed reactions to « strangeness ». Kagan and Beach (1953) found that later sexual responsiveness was significantly limited in male rats held to brief bisexual encounters with species mates in early life, evidently through the disrupting effect of « playful responses ».

In mammals, previous experience is closely associated with other age-conditioned variables in affecting developments at later stages (Beach and Jaynes, 1954). There is little doubt that Holt's (1931) conception of self-stimulative relationships in such trace effects will find ample confirmation (Schneirla, 1946, 1949). Many experiences related to this class, influential in later behavioral development, doubtless are gained through the animal's activities in relation to objects and situations apart from its own body. Riess (1950) reports that female rats deprived of early experience with movable objects are deficient maternally, building no definite nests, retrieving young and artifacts seemingly alike, and losing their young through deficient suckling. Carrying of young by the parent, a widespread pattern of behavior

in mammals (Causey and Waters, 1936), may depend to an appreciable extent upon previous individual stimulative relationships.

To test the influence of self-stimulative experience in the development of an adaptive pattern normally appearing in maturity, Birch (unpubl.) reared young female rats provided with wide rubber collars worn continually until their first parturition. The rats adapted well to their collars and gained weight normally, although these accessories prevented touching or licking the posterior body including the genitalia, which were licked frequently in the controls. In 13 of 14 observed parturitions with exprimental rats, all of the young were lost through cannibalism or neglect. Chewing at unconsumed bodies was common. In the remaining case, 9 of 11 young (rather fortuitously) survived parturition, but most of these were killed by the mother before the 14th day, when the last two died of inanition. These young were at a disadvantage for nursing through being gathered forward under the mother's body instead of being pushed posteriorly in the normal way.

The collars may have deprived these rats of self-stimulative relationships essential for normal parturitive behavior. (Control rats with collars just as heavy but narrower, permitting stimulative access to the posterior body, behaved normally in parturition.) One distorted factor in the experimental rats might be physiological, a deficiency in salt metabolism; another psychological, concerning a self-perception normally gained through adjustments established to the animal's own body in youth. It is possible that normally, a sufficient stimulative equivalence of the newborn pups to the genitalia, which the female has learned earlier to lick but not bite, would prevent cannibalism; but that without this perceptual adjustment the experimental mothers readily chewed and ate their young. An interesting item is the normal huddling which facilitates nursing. Ordinarily, tactual stimulation from the young causes the mother to maintain and to increase their pressure against her. This reaction is impelled not only through the female's augmented ventral sensitivity, an effect of hormonal processes in pregnancy and parturition, but also through a perceptual adjustment learned in previous grooming and licking of the posterior body and the genital area in particular.

Although no pre-established neural organizer is indicated for parturitive behavior, on the basis of hormonally-induced organic changes and through the intervention of learned perceptual adjustments an adaptive pattern may be integrated. The experience factor here is not the specific practice of a pre-existing pattern, since it involves not the young themselves but perceptual effects having an appreciable stimulative equivalence to the young. Uyldert (1946) found that specific experience with young is also beneficial. Virgin females made pseudopregnant with high estrogen were given opportunities to lick, nurse, and tactually encounter young rats. When later tested in their primiparous behavior in comparison with animals lacking previous experience with young, the experimental animals brought through all of their young in 88 % of the cases, whereas only 11 % of the control animals did so.

Our studies on normal parturitive behavior in rats and domestic cats (Tobach et al, unpubl.) are relevant to this discussion. We are led to characterize the event, for cats, as an interplay or even competition between the stimulative effects of endogenous events (e. g., uterine contractions, emergence of fetus) and the external results of such events (e. g., fluids, neonate). These stimulative by-products of organic processes tend to intrude themselves upon the female's attention in a somewhat variable order, timing and duration. Each one, as it arises, demands a specific perceptual and behavioral adjustment on her part. The parturitive phenomenon here is not a regular, patterned flow of events, but a series of rather sporadic organic and behavioral episodes, together with variable activities not specifically parturitive in themselves. Thus the female exhibits, in a not very predictable order, the predictable items of self-licking, licking newborn or floor, eating after-birth, general movement and sitting or lying. Intervals of intense activity indicating a high level of excitement, *a condition facilitating delivery operations,* are interspersed with intervals of exhaustion and rest, *facilitating initiation of nursing and other stimulative relations of mother and newborn.*

In these mammals parturitive behavior is indicated as a loose assemblage of functions centering around the stimulative consequences of organic events. A sequence of hormonally-induced endogenous changes sets a loose temporal order for behavioral adjustment, dependent in sequence and timing upon the female's variable attention to competing organic and environmental stimuli. Persistently in evidence is an orientation to the posterior body and particularly the vaginal area, a perceptual set which enormously aids normal parturitive operations. This factor, presumably based upon self-stimulative experience in youth, is very possibly indispensable for an adaptive outcome and survival of the young (1).

Reciprocal stimulative relationships between parent and young may provide the unifying basis for a progressive organization of behavioral adjustments in the litter situation. Such relationships initiated in parturition may be sustained both by the physiological condition of the lactating mother and the organically enforced sensory susceptibilities of the young. Within a few days the mother evidences an appreciable discriminative specialization in stimulative interchanges with the young, pointing up her strong attachment to them. And on their side the kittens, as our studies (Rosenblatt

(1) Labriola (1953) confirmed the finding of Wiesner and Sheard that female rats display maternal behavior after their young have been delivered by caesarean operation. Nest-building and retrieving can occur, he finds, without the actual process of parturition and associated events such as cleaning young, consuming after-birth, and lactating normally. Since further care of young is not reported, the full effect of the omitted events in the normal process cannot be gauged. Nor has this experiment eliminated the experiential factors indicated by Birch's results as crucial for an adaptive pattern. Labriola's conclusion that the « hormonal changes associated with pregnancy and its termination » can directly and solely in themselves produce maternal bahavior, seems premature. Rather, these factors would seem to act as partial contributants to a more inclusive and complex process.

et al., unpubl.) indicate, acquire individualized adjustments to the mother (tending, for example, to nurse at specific nipples) which begin within a few hours after delivery. There is much to be said for the theory that maternal reactions in mammals develop and become motivated on the basis of stimulative relationships (' trophallaxis' — Schneirla, 1946, 1949) between parent and young.

Doubtless, afferent susceptibilities initiating and promoting « trophallactic » behavior, together with organic tensions underlying and maintaining the pattern, may be traced back to hormonal processes. But the relationships are more than unidirectional. The existence of feedback relationships in the pattern is indicated by evidence that the endocrine conditions themselves are facilitated and reinforced by stimulation received in routine litter operations, as in nursing (Selye, Collip and Thompson, 1934 ; Selye and McKeown, 1934 ; Leblond and Nelson, 1937 ; Uyldert, 1946 ; Beach, 1948).

Processes accounting for the usual cessation of maternal behavior at weaning are not well understood. It is possible that age-conditioned behavioral changes in the young so reduce the mother's afferent input from trophallactic processes as to cause a sharp fall in the endocrine secretions maintaining her litter reactions. This change in turn may reduce the female's afferent susceptibilities suffiiciently to admit other hormonal processes favoring different behavior (e. g., high estrone promoting heat). Such changes presumably interfere with organic tensions in the mother which evidence (Wiesner and Sheard, 1933 ; Uyldert, 1946) indicates are normally conditioned to stimulation from the young.

An interesting instance of how the mother's organic processes and behavior may relate to the young is offered by Martins (1949). Some female dogs, in the last stages of lactation and for a few days after weaning, following a meal at a distance from the nest, disgorge regularly in the presence of the pups on returning to the nest. An adaptive relation to weaning is evident, since the pups eat the regurgitated material. Martins suggests an endocrine control for the act ; but it is also clear that perception of the young, related to litter experience, also plays a critical part. Regurgitation occurs on the female's return to the nest, but may be inhibited for as long as an hour if the pups are not there, with the mother disgorging promptly when they appear.

Peripheral processes not only contribute to the rise of the components but may also facilitate integration in the « instinctive behavior » of mammals. In sexual behavior, for example, cutaneous stimulation has an important function in promoting activities just before and during coitus (Beach, 1951). In rodents, stroking the rump produces lordosis in hormonally aroused females, and genital stimulation contributes heavily to effective mating behavior in both sexes (Bard, 1939 ; Beach, 1951). It has been maintained (Lashley, 1938) that the behavior pattern is produced through the priming action of hormones on a surrogate neural mechanism, with peripheral (non-nervous) components playing incidental roles. But the possibility exists

that the afferent system is intimately involved in the systemic organization. This is suggested by findings like that of Dusser de Barenne and Koskoff (1934) that male cats with cords sectioned just above the lumbar region responded to stimulation of the penis with gross movements resembling intercourse. Since these movements are not only aroused but maintained for a time, an appreciable measure of interplay is indicated between efferent components, nervous centers (e. g., the sacral autonomic system) and local afferent mechanisms as agents in the production of organized behavior.

The investigations of Kruchinsky (1947) indicate a critical peripheral factor in the pelvic-thrust response of the rabbit's copulatory pattern, involving afferent connections of penis and urethra. In pre-tested male rats castrated and then given regular injections of testosterone in different amounts, Beach and Holz-Tucker (1949) obtained a sex-responsiveness score directly corresponding to the amount of hormone received. The experiment was extended by Beach and Levinson (1950), who found a positive correlation between hormone dosage and the number of receptor papillae in the skin of the penis in experimental subjects. These findings may be taken to suggest hormone effects both in central nervous processes and in peripheral mechanisms relevant to sex behavior.

Although reproductive behavior is grounded on the effects of strong hormonal and related organic processes in development, cortical resources admitting learning as a component increase steadily through the mammals (Beach, 1947, 1951). Even in rodents and lower mammals, this function is indicated. Rosenblatt (1953) found that early experience increases hormonal effects promoting mating in castrated male cats ; Warren (1954) reported comparable results with hamsters. Appearance of the mating pattern in previously isolated rodents (Beach, 1942) does not rule out experience as a contributor to the normal pattern, on grounds already mentioned. Partial or complete failure of mating in cats visually and tactually isolated from their kind during early life may signify a larger role of learning than in rodents, perhaps magnified by perceptual emotional components. Here also, the learning factor, as distinguished from the influence of developed organic functions, resists disentangling in its specific contributions.

Results reported by Kent and Liberman (1949) seem to offer direct support for a « neural priming » hypothesis. Doses of progesterone too small to produce « psychic estrus » when given subcutaneously to spayed estrogen-primed female hamsters, brought typical mating responses when injected directly into the lateral ventricle of the brain. On this basis the investigators suggest that

« ... progesterone may act directly upon one or more neural nuclei, facilitating, in an unknown manner, the manifestation of reflex mating activity in the female hamster, thus effecting the physiological state known as psychic estrus. »

But in our laboratory Warren and Rosenblatt (unpubl.), to test the possibility that the Kent-Liberman results may have resulted at least in

part from a peripheral or non-nervous differential, injected groups of spayed female hamsters equivalently in the lateral ventricle of the brain, the jugular vein, and subcutaneous tissues. From the results, the factor of differential absorption of hormone into the blood stream (depending on injection site) must be taken into account before results such as those of Kent and Liberman can be interpreted with respect to a hypothetical priming effect on nerve centers.

Available evidence recommends considering the mating pattern as resulting from the interactions of several organic systems. Factors in the excitation and function of specific components and in the organization of the inclusive pattern are not necessarily identical. With respect to the latter, extirpative experiments significantly indicate that in rats the cortex is not directly involved in the integration of mating behavior, but rather facilitates lower centers essential to the responses, in the male although not strongly in the female (Beach, 1952). The possibility is not excluded that cortical facilitation may influence both central and peripheral mechanisms as well as their integration in this behavior.

Another interesting case is the micturition pattern of the dog. This response appears as a squatting posture in young animals and adult females but as elevation of one rear leg in adult males (Berg, 1944). The adult male response is displaced in castrated males by the female-young squatting posture, but testosterone restores it (Martins and Valle, 1948); at discontinuance of injection, however, the squat returns (Berg, 1944). A direct hormonal action on a surrogate neural mechanism might seem indicated; but Clark (1945), in a consideration of the neurological evidence, found conflicting results and appealed for behavioral analysis. Freud and Uyldert (1948) investigated the fact that leg elevation follows object-sniffing, and on the side toward which sniffing occurs. (The urine of females in heat is especially potent for eliciting this response, — Beach and Gilmore, 1949). Since leg elevation can occur with or without release of urine, the afferent effect seems important. Osmo-anesthesia abolished leg elevation and produced the squatting pattern in four-fifths of the trials, with the male posture returning on recovery from the anesthetic. From their evidence, the authors regard the micturition pattern as a conditioned response involving both the connections of olfactory receptors and the bladder proprioceptors. Without these afferent limbs the adult male pattern cannot function, and in their absence during ontogeny it is possible that this distinctive pattern could never arise. The action of hormones, in addition to possibly arousing or priming nervous centers involved, thus may extend more widely in the organism to afferent mechanisms essential for such behavior.

Problems of behavioral organization such as these converge in the study of motivation. Simply definable as the impulsion of behavior, motivation in different animals is not soluble in simple, one-process terms. Although the ontogeny of motivation in mammals is still incompletely glimpsed, many of the difficulties doubtless stem from a concentration on adult stages, for at

different ages organic tensions may be related very differently to external conditions. Motivational processes certainly are no exception to the rule that plasticity in using organic mechanisms varies with learning capacity. Hebb (1949) postulates proportionately greater gains from early experience than later, but for adequate comparison more evidence is needed. The first step is to analyze the ontogenetic background. For example, food deprivation in youth increases food-hoarding in adult rats (Hunt, 1941), but the nature of the trace effect is still obscure. Perhaps related is the fact that, after regular experiences of thirst and hunger during infancy, rats as adults learn the location of food and water more readily than do normal subjects (Christie, 1952). Related to physiological aspects of the problem, such findings suggest a subtle perceptual factor in the development of motivation, perhaps similar to that already suggested in the case of maternal behavior.

Visceral processes are undoubtedly basic to motivated behavior, yet the relationship has been incompletely explored (Bard, 1939). Emphasis upon the complexity of motivational processes in any mammal suggests a close attention to ontogenetic advances under the influence of contrasting experiences. No visceral mechanism seems immune to a conditioned extrinsic control (Crafts et al, 1938, Chap. 18), although such processes are not as readily modified through conditioning as are so-called voluntary reactions. Trace effects may influence motivation on very different levels of qualitative organization and complexity.

Although visceral processes are considered subsequent energizers of organized motivated behavior, other than in respiration and circulation they are arhythmic at birth, as Carlson and Ginsburg (1916) demonstrated for stomach contractions in the dog. Later, however, visceral rhythms develop in relation to new functions such as feeding, or come under external control (Seward and Seward, 1937). In the neonate as in the embryonic mammal, visceral activities are considered a chief source of the characteristic generalized, diffuse activity then prodominant (Carmichael, 1951). A radical distinction may be necessary in the external relevance of these tensions according to stage. Initially, visceral tensions evidently serve as indiscriminate excitants, *deficiency conditions* or *lacks* produced by a shortage of some metabolic ingredient. Only later, when specific relationships of incentive-bound types develop between them and external conditions, may the respectively different visceral deficiency-processes be referred to as « needs. » It is probable that a *need*, or motivating-tension with incentive relevance, cannot exist prior to learning through experience.

The term « striving », which implies an object- or goal-relevance in energized behavior, seems applicable therefore only to motivated behavior at later stages of ontogeny. The basic condition is an internal disruption which, while it is in operation, keeps the animal active. In the naive animal the aroused behavior tends to be strikingly variable and persistent, and these characteristics, together with the typical adaptiveness of the outcome, account for the insistence of many authors that all motivated behavior is « purposive ».

But later behavior can be very different according to how the exciting tensions have been removed or changed on previous occasions and in dependence upon limiting factors peculiar to the ontogenetic stage.

The relation of the neonate mammal to its situation is facilitated in the direction of an adaptive outcome by the proximity and behavior of the mother, — whether she bites instead of licking, pushes the newborn forward or backward with respect to her body, and the like. As our studies on the cat indicate, a variety of circumstances in the initial relationship of neonate and mother facilitate the first occurrence of sucking. The newborn is brought into abdominal contact partly through maternal complicity, as in licking, partly by its own crude orienting responses to parentally-furnished tactual and thermal stimulus gradients. A process is thereby initiated whereby the kitten's essentially reflex sucking response becomes the focus around which a more inclusive adaptive pattern can arise. Similar roles often played by specific reflex mechanisms cannot be overlooked (Maier and Schneirla, 1935, Chaps. 6, 11 and 12; Kennedy, 1954). For integration of stimuli and responses into a pattern the crucial occurrence is reduction of the disturbing organic tensions through sucking. The feeding adjustment of the neonate to the mother, initially random and lacking in organization, thus may become specialized as a process of food motivation.

In the neonate, the responses which resolve the drive episode soon become organized thereby into an elementary striving, a crude perceptual adjustment to extrinsic conditions which acquire incentive valence. Repeated combinations of organic tensions and given activities alleviating them increase the directive potency of stimuli recurring at such times. For the kittens, the mother's characteristics, and for the mother, those of the kittens, become strong incentives. In the kitten, an initially random behavior when « hungry » is replaced by efficient responses to incentives leading to resumption of a habituated postural relationship to the mother and consummation at an individually preempted nipple. Thus a randomly disturbing organic » lack » acquires an externalized perceptual relevancy and becomes a motivating « need ».

Different principles seen to be involved in behavior changes at later ontogenetic stages. Although the parturient female rodent or cat is not initially capable of patterned adjustments, her behavior is predictably influenced in direction by organic changes, by external circumstances, and by the effects of previous experience. As the Birch « collar » experiment indicates, a pre-existing perceptual factor can influence a trend toward an adaptive combination of these various initially disconnected elements. There are also organic factors which, in their external effects, facilitate the integration of a pattern. One is the licking reaction, which after delivery readily transfers from self-trophallactic reactions to genitalia to amniotic fluids, sac and then to newborn. The equivalence seems purely chemotropic, yet, to an appreciable extent because they bear the fluids, the newborn can become specifically attractive objects, incentives which increase in motivational potency the more they accompany afferent satisfactions and tension-relief.

In the rat's nest-making, as in parturition, a hormonally produced set of organic tensions dominates the animal's activity, and under typical conditions, also can enter into externalized relationships such that an adaptive adjustment to the situation must work itself out. The induced physiological condition and increased sensitivity of ventral surfaces accounts for a temperature reactivity critical for the termination of operations in a situation called a « nest » (Kinder, 1927). In variable activities aroused through heat-loss disturbance, materials are carried and pushed about until an organism-situation relationship exists in which the animal is quieted through sufficient reduction of the disturbing afferent condition (Lashley, 1949). The behavior is not altogether random; for one thing because, as Riess' results indicate, in the absence of earlier object-experience the materials might be handled differently with maladaptive results. Dependence of environmental susceptibilities upon organic condition is emphasized by Richter's (1942) experiment in which the critical afferent condition was introduced hormonally through removing the thyroid or pituitary gland, thereby bringing about nest-building in rats of either sex.

Presumably each type of motivation may be considered a pattern that develops through progressive interrelationships between organism and environment. Hunger is an example of one complex system. Although initially and basically it depends upon gastric contractions (Wada, 1922; Patterson, 1933), food-striving may later exist independently of stomach contractions (Bash, 1939; Morgan and Stellar, 1950). For some time it has been known that, as in the dog (Carlson and Ginsburg, 1916), hunger contractions of the empty stomach decrease with age. This change with age may parallel increases in the process Anderson (1941) terms « drive externalization », in which incentives can arouse the drive independently of internal facilitation. The relationship of organic tensions to activities and their various stimulative agents must normally become specialized in mammals according to individual experience with responses changing or removing tensions under specific stimulus conditions. Thus Harris et al (1933) found that rats deficient in vitamin B1 could learn a preference for food rich in this vitamin, provided that such food was distinctively flavored in discrimination-learning. The cocoa flavor used then became a controlling property of the incentive.

The complexity of motivation is seen when the act occurs in a situation that seems biologically inappropriate for it, as in » displacement activity », (Armstrong, 1950) when feeding activity occurs in a presumed « mating » situation, or the reverse. This reminds us that presumably different « consummatory » reactions may be closely related basically. Similar autonomic functions may underlie differently motivated acts, as for example stroking a satiated cat may initiate cranio-sacral activity capable of supporting either a rearousal of feeding or a rubbing against the hand. Thus under appropriate conditions the special stimuli for different responses based upon a given autonomic function may exhibit an appreciable equivalence. The explanation, it would seem, lies in the ontogeny of motivational patterns.

The pattern of motivation characteristic of a species must develop through progressive functional relationships between organism and environment. The adult patterns are most complex and plastic in mammals, yet even here, although experience is a factor of importance, the function of learning is not readily separable. Most accessible to description are specific conditioning episodes, in which a new or conditioned stimulus can be discerned in temporal contiguity with an unconditioned stimulus. In such cases, the latter is called « unlearned » in the sense that it produces the critical response (e.g., feeding) somehow as an outcome of earlier development. Even less distinguishable are the old and the new in trial-and-error or selective learning, and particularly at early ages, as in the shifting of appetites at weaning. The solution seems to lie in closer study of ontogeny, with less arbitrary separation of ' innate « from ' acquired » influences.

The traditional instinct problem has much in common with that of motivation, in that both require a theory which can account wholistically for behavioral organization through development. The former emphasizes genetic constitution, but this is also central to motivation study, in which the role of organic factors is apparent at all stages. Although Hebb (1949) mistrusts configurational theories because they have neglected the experience factor, this is by no means an essential gap in them, but one that can be repaired by a systematic attention to ontogeny (Werner, 1940; Birch, 1945).

The analysis of behavior patterns in relation to hereditary background, or « psychogenetics », although potentially valuable, is « as yet more a promise than an actuality » (Hall, 1951). Useful beginnings have been made in the description of correspondences between phenotypic behavioral traits and genes (e.g., Keeler and King, 1942; Fuller, 1953). But such facts emphasize the need for analytical studies of ontogeny to avoid an over-simplification of both genetic mechanisms and developmental processes through which these exert their effects. The gaps between genes and somatic characters are great; those between genes and behavior, which are greater still, can be bridged only by studies directed at understanding the intervening variables and their interrelationships. Earlier notions of a one-to-one relationship between these agencies and their effects have fallen away before advances in physiological genetics.

As an example, the general characteristic ' wildness ' broadly differentiates many animal species. Each species has its characteristic « flight distance « (Hediger, 1950), only relatively reducible through taming. Strain differences may be demonstrated in rats, with « wild » dominant over « tame » (Yerkes, 1913; Dawson, 1932; Keeler, 1942). Other studies (Donaldson, 1928; Yeakel and Rhoades, 1941; Richter, 1952) point to the adrenal gland as foremost among somatic factors basic to this behavior character. This discovery improves upon the statement that the behavior trait is hereditary, yet merely points up the need for analysis of the developmental processes producing the gland in the milieu of early ontogeny, on the one hand, and of its functional relationships in behavior on the other. To this system there

are contributants of many kinds, including even learning, as indicated by the fact that experience in being reared with a mother or other species mates which are relatively « wild » promotes wildness in young rats (Rasmussen, 1939).

Genetic influences in the development of behavior characters can be exerted only indirectly, as we have seen for various phyletic levels, through the mediation of organismic processes requiring the interaction of given intrinsic and extrinsic conditions. The traditional dichotomy of heredity and environment promotes a fundamental misstatement of these matters. Rather, the picture is one of a typical species ontogeny in which a flux of relationships exists between the developing organism and the species environment, differing with the conditions of each developmental stage. Aspects of behavior may be termed « genetic » only in the sense that they come about through the ontogenetic processes of the different species or strains under their respective typical developmental conditions.

Two points will bear final emphasis. First, the tendency to oversimplify statements of genetic-behavioral correspondences on the strength of their heuristic value, as for taxonomy, may lead to serious misrepresentation. Thus with respect to one conception of reproductive isolation, Clark, Aronson and Gordon (1954) point out that this condition is not a simple lock-and-key mechanism controlled by a few genes, merely because a striking character of structure or behavior may often seem to be *the* critical factor isolating two species. Actually, there are complex patterns composed of many small characteristic differences. Many inherited characters, most of which are probably overlooked, are undoubtedly involved. Genotypically, these accumulations of small differences, which probably underlie determinations such as behavioral isolating mechanisms (Muller, 1940), despite their multiple and complex nature may be easier to build up than a single-factor basis (Mayr, 1948). And on the phenotypic side, only confusion is added and problems obscured when a single alleged crucial intervening variable is postulated, such as a pre-organized neural mechanism, a function not sufficiently known to have theoretical validity.

The second point concerns the validity of inter-phyletic extrapolations of common mechanisms based upon broad adaptive similarities in behavior. It is probable, for example, that major qualitative differences exist between the ' motivation ' of animals which operate on a physiological or biosocial level in their interindividual behavior, and those animals which operate on an involved psychosocial level (Schneirla, 1946; David and Snyder, 1951). The complexity of intelligent behavior in mammals and its resistance to psychogenetic analysis may be illustrated by studies of rats in the Tryon « bright » and « dull » strains, progeny of selective breeding for highest and lowest performance, respectively, in a multiple-T maze. One important difference is sensory, since Krechevsky (1933) found the brights more responsive tactually, the dulls more visual in discrimination situations. Still other factors are indicated in Searles' (1949) finding that the brights are higher in

food-getting and lower in water-avoidance motivation, also more timid in open spaces although less disturbed by mechanical maze sounds than the dulls. On a lower phyletic level, as in insects, the development of comparable adaptive behavior might well involve lesser capacities, differently organized than in mammals (Schneirla, 1949).

« Instinct » is thus a problem concerning not only the lower animal phyla with their more stereotyped behavior, but developmental relationships producing species-typical behavior throughout the animal series. To the extent that it has gradually revealed this fact, and thereby has stimulated the rise of appropriate methods of comparative behavior study, the traditional instinct controversy may have made its best contribution to science.

CONCLUSIONS

1° In the development of any animal, systems of intervening variables mediate between genic influences and processes in ontogeny through which adaptive behavior appears. The range of these variables, from biochemical and physical conditions to the effects of experience, depends basically upon limitations imposed by the genic constitution of the species.

2° On all phyletic levels, behavioral organization arises in development through the interrelationships of intrinsic and extrinsic factors influencing growth and differentiation. Only in a misleading sense can the genic constitution be said to determine the organization of behavior patterns, even in phyla characterized by the most rigid lines of development.

3° In a strict theoretical sense the terms « innate » and « acquired » cannot therefore be applied validly to behavior or to the organization of behavior. Accordingly, it is suggested that the term ' instinct ' be retired from scientific usage, except to designate a developmental process resulting in species-typical behavior.

4° ' Maturation ', as conceptualized for behavioral development, subsumes not only growth of the morphological basis but also the excitatory and stimulative effects arising through growth processes in their influence upon further stages of development. « Experience » is defined as the effects of extrinsic stimulation upon development and behavior. The effects of maturation and experience tend to overlap and become integrated through their interactions and organic trace effects. These concepts involve fewer trammeling theoretical assumptions than do « innate » and « acquired », and should replace the latter in theoretical usage.

5° The role of experience may have narrow or wide limits in behavioral development and may range into simple or complex learning functions according to phyletic properties.

6° Intervening variables in the development of behavior differ characteristically on each phyletic level as to their relative weight and patterns of relationships. It is therefore extremely doubtful that a single formula of « instinctive » behavior can be devised for the animal series in general.

7° There are characteristic phyletic differences in the degree of relationship between stages in behavior development, later stages being based upon earlier ones and modifiable under conditions of maturation and experience admitted according to phyletic capacities.

8° In the more advanced invertebrates and the vertebrates, functions of a disparate, local character appearing in early ontogenetic stages frequently serve as foci or nuclei in the later integration of more complex patterns.

9° In behavior development on various phyletic levels, ' feedback ' relationships involving interactions between the progressing system, its component processes and its « output », frequently play an essential role in the rise of integration and in advances from stage to stage.

BIBLIOGRAPHIE

1947. Adriaanse (M. S.). — *Ammophila campestris* Latr. und *Ammophila adriaansei* Wilcke. Ein Beitrag zur vergleichenden Verhaltensforschung. *Behav.*, vol. 1, 1-34.

1948. Anastasi (Anne) et Foley (J. P.). — A proposed reorientation in the heredity environment controversy. *Psychol. Rev.*, vol. 55, p. 239-249.

1941. Anderson (E. C.). — The externalization of drive. I. Theoretical considerations *Psychol. Rev.*, vol 48, p. 204-224.

1950. Amstrrong (E. A.). — The nature and function of displacement activities .Chap. in *Sympos. Soc. Exper. Biol.*, IV, New-York : Academic Pr., p. 361-384.

1948. Aronson (L. R.) and Noble (G. K.). — The sexual behavior of Anura. 2. Neural mechanisms controlling mating in the male leopard frog, *Rana pipiens. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 86, p. 87-139.

1952. Autrum (H.). — Über zeitliches Auflösungsvermögen und Primarvorgänge im Insektenauge. *Naturwiss.*, 39 Jg., vol. 13, p. 290-297.

1950. Baerends (G. P.). — Specializations in organs and movements with a releasing function. In *Sympos. Soc. Exper. Biol.*, vol., IV, New-York : Academic Pr., p. 337-360.

1939. Bard (P.). — *The hypothalamus and central levels of autonomic function.* Baltimore : Williams and Wilkins.

1939. Bash (K. W.). — An investigation into the possible organic basis for the hunger drive. *J. Comp. Psychol.*, vol. 28, p. 109-135.

1953. Bastock (M.), Morris (D.) et Moynihan (M.). — Some comments on conflict and thwarting in animals. *Behav.*, vol. 6, p. 66-84.

1940. Beach (F. A.). — Effects of cortical lesions upon the copulatory behavior of male rats. *J. Comp. Psychol.*, vol. 29, p. 193-239. — 1942. Analysis of the stimuli adequate to elicit mating behavior in the sexually-inexperienced male rat. *J. Comp. Psychol.*, vol., 33, p. 163-207. — 1947. Evolutionary changes in the physiological control of mating behavior in mammals. *Psychol. Rev.*, vol. 54, p. 297-315. — 1948. *Hormones and Behavior.* New-York : Hoeber. — 1951. Instinctive behavior : reproductive activities. In S. S. Stevens (Ed.) *Handbook of Experimental Psychology.* New-York : Wiley, chap. 12, p. 387-434.

1949. Beach (F. A.) et Gilmore (R.). — Response of male dogs to urine from females in heat. *J. Mammol.*, vol. 30, p. 391-392.

1949. BEACH (F. A.) et HOLZ-TUCKER (A. Marie). — Mating behavior in male rats castrated at various ages and injected with androgen. *J. comp. physiol. Psychol.*, vol. 42, p. 433-453.

1954. BEACH (F. A.) et JAYNES (J.). — 1954. Effects of early experience upon the behavior of animals. *Psychol. Bull.*, vol. 51, p. 240-263.

1950. BEACH (F. A.) et LEVINSON (G.). — Effects of androgen on the glans penis and mating behavior of castrated male rats. *J. exper. Zool.*, vol. 114, p. 159-171.

1944. BERG (I.). — Development of behavior : the micturition pattern in the dog. *J. Exper. Psychol.*, vol. 34, p. 343-367.

1952. BINGHAM (W. E.) and GRIFFITHS (W. J. Jr.). — 1952. The effect of different environments during infancy on adult behavior in the rat. *J. comp. physiol. Psychol.*, vol. 45, p. 307-312.

1945. BIRCH (H. G.). — The relation of previous experience to insightful problem-solving. *J. Comp. Psychol.*, vol. 38, p. 367-383. — The relation of factors involved in early experience to maternal behavior in the rat. (*unpubl.*).

1926. BOZLER (E.). — Sinnes-und Nervenphysiologische Untersuchungen an Scyphomedusen. *Z. vergl. Physiol.*, vol. 4, p. 37-80, p. 797-817.

1943. BULLOCK (T. H.). — Neuromuscular facilitation in Scyphomedusae. *J. Cell. Comp. Physiol.*, vol. 22, p. 251-272.

1916. CARLSON (A. J.) et GINSBURG (H.). — Contributions to the physiology of the stomach. XXX. *Am. J. Physiol.*, vol. 39, p. 310-312.

1926-1927-1928. CARMICHAEL (L.). — The development of behavior in vertebrates experimentally removed from the influence of external stimulation. *Psychol. Rev.*, vol. 33, p. 51-58. — vol. 34, p. 34-47. — vol. 35, p. 253-260. — 1936. A re-evaluation of the concepts of maturation and learning as applied to the early development of behavior. *Psychol. Rev.*, vol. 43, p. 450-470. — (Ed.). — 1946. The onset and early development of behavior. In *Manual of Child Psychology*. New-York : Wiley, p. 43-166. — 1951. Ontogenetic behavior. In S. S. Stevens (Ed.) *Handbook of Experimental Psychology*. New-York : Wiley, Chap. 8, p. 281-303.

1939. CARMICHAEL (L.) et SMITH (M. R.). — Quantified pressure stimulation and the specificity and generality of response in fetal life. *J. Genet. Psychol.*, vol. 54, p. 425-434.

1936. CAUSEY (D. C.) and WATERS (R. H.). — Parental care in mammals. *J. Comp. Psychol.*, vol. 22, p. 241-254.

1952. CHRISTIE (R.). — The effect of some early experiences in the latent learning of rats. *J. Exper. Psychol.*, vol. 43, p. 281-288.

1954. CLARK (Eugénie), ARONSON (L. R.) et GORDON (M.). — Mating behavior patterns in two sympatric species of Xiphophorin fishes : their inheritance and significance in sexual isolation, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 103, 139-335.

1945. CLARK (G.). — The central control of micturition. *Urol. Cutan. Rev.*, vol. 49, p. 612-617.

1944. COBB (S.). — *Borderlands of Psychiatry*. Cambridge : Harvard Univ. Press.

1929. COGHILL (G. E.). — *Anatomy and the Problem of Behavior*. New-York : Macmillan.

1905. CONRADI (E.). — Songs and call notes of English sparrows when reared by canaries. *Am. J. Psychol.*, vol. 16, p. 190-198.

1936. COTT (H. B.). — The effectiveness of protective adaptations in the hive bee, illustrated by experiments on the feeding reactions, habit formations, and memory of the common toad (*Bufo bufo bufo*). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, vol. 1, p. 111-133.

1938. CRAFTS (L. C.), SCHNEIRLA (T. C.), ROBINSON (Elsa N.), et GILBERT (R. W.). — *Recent Experiments in Psychology*. New-York : McGraw-Hill. (Rev. Ed., 1950).

1914. CRAIG (W.). — Male doves reared in isolation. *J. Anim. Behav.*, vol. 4, p. 121-133. — 1918. Appetites and aversions as constituents of instinct. *Biol. Bull.*, vol. 34, p. 91-107.

1946. CRUIKSHANK (Ruth M.). — Animal infancy. In L. Carmichael (Ed.) *Manual of Child Psychology*. New-York : Wiley, Chap. 3.

1938. CRUZE (W. W.). — Maturation and learning in chicks. *J. Comp. Psychol.*, vol. 19, p. 371-409.

1941. CUSHING (J. E.). — Non-genetic mating preference as a factor in evolution. *Condor*, vol. 43, p. 233-236.

1949. CUSHING (J. E.) et RAMSEY (A. O.). — The non-heritable aspects of family unity in birds. Condor, vol. 51, p. 82-87.

1951. DAVID (P. R.) et SNYDER (L. H.). — Genetic variability and human behavior. In J. H. Rohrer and M. Sherif (Eds.) *Social Psychology at the Crossroads*. N. Y. : Harper.

1945. DAVIS (D. E.). — The occurrence of the incubation patch in some Brazilian birds. *Wils. Bull.*, vol. 57, p. 188-190.

1932. DAWSON (W. M.). — Inheritance of wildness and tameness in mice. *Genetics*, vol. 17, p. 296-326.

1941. DENNIS (W.). — Spalding's experiment on the flight of birds repeated with another species. *J. Comp. Psychol.* vol. 31, p. 337-348.

1947. DETHIER (V. G.). — *Chemical Insect Attractants and Repellents*. Phila. : Blakiston. — 1954. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evol.*, vol. 8, p. 33-54.

1950. DOBZHANSKY (T.). — Heredity, environment, and evolution. *Science*, vol. 111, (nº 2877), p. 161-166.

1928. DONALDSON (J.). — Adrenal gland in wild gray and albino rat : corticomedullary relations. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.* vol., 25, p. 300-301.

1934. DUSSER DE BARENNE (J. G.). — Further observations on the flexor rigidity in the hind legs of the spinal cat. *Amer. J. Physiol.*, vol. 107, p. 441-446.

1937. EHRENHARDT (H.). — Formensehen und Sehscharfebesrimmungen bei Eidechsen. *Z. vergl. Physiol.*, vol. 24, p. 258-304.

1952. EIBL-EIBESFELDT (Irenäus). — Nahrungserwerb und Beuteschema der Erdkröte. (*Bufo bufo* L.). *Behav.*, vol. 4, p. 1-35.

1951. FABRICIUS (E.). — Zur Ethologie junger Anatiden. *Acta Zool Fenn.*, vol. 68 p. 1-175.

1952. FORGAYS (D. G.) et FORGAYS (Janet W.). — The nature of the effect of free-environmental experience in the rat. *J. comp. phys. Psychol.*, vol. 45, p. 322-328.

1948. FREISLING (J.). — Studien zur Biologie und Psychologie der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laur). *Östl. zool. Zsch.*, vol. 1, p. 383-440.

1948. FREUD (J.) et UYLDERT (Ina E.). — Micturition and copulation behavior patterns in dogs. *Acta Brev. Neerl.*, vol. 16, p. 49-53.

1932. FRIEDRICH (H.). — Studien über die Gleichgewichtserhaltung und Bewegungsphysiologie bei Pterotrachea. *Zeih. verglt. Physiol.*, vol. 16, p. 345-361.

1923. FRISCH (K. V.). — Über die Sprache der Bienen. *Zool. Jahrb., Zool. Physiol.*, vol. 20, p. 1-186.

1941. FROMME (A.). — An experimental study of the factors of maturation and practice in the behavioral development of the embryo of the frog, *Rana pipiens*. *Genet. Psychol. Monogr.*, vol. 24, p. 219-256.

1953. FULLER (J. L.). — Cross-sectional and longitudinal studies of adjustive behavior in dogs. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, vol., 56, p. 214-224.

1954. FULLER (J. L.) et SCOTT (J. P.). — Genetic factors affecting intelligence. *Eugen. Quart.*, vol. 1, p. 28-43.

1954. GELLHORN (E.), KOELLA (W.) et BALLIN (H. M.). — Interaction on cerebral cortex of acoustic or optic with nociceptive impulses : the problem of consciousness. *J. Neurophysiol.*, vol. 17, p. 14-21.

1954. GESELL (A.). — *The Embryology of Behavior* : *The Beginnings of the Human Mind*. New-York : Harpers. — 1950. Human infancy and the ontogenesis of behavior. *Amer. Sci.*, vol. 37, p. 529-553.

1952. GINSBERG (A.). — A reconstructive analysis of the concept « Instinct ». *J. Psychol.*, vol. 33, p. 235-277.

1935. GOS (M.). — Les réflexes conditionnels chez l'embryon d'Oiseau. *Bull. Soc. Sci. Liége*, vol. 4-5, p. 194-199, vol. 6-7, p. 246-250.

1950. GRAY (J.). — The role of peripheral sense organs during locomotion in the vertebrates. *Sympos. Soc. Exper. Biol.*, vol. 4, p. 112-126.

1939. GROHMANN (J.). — Modifikation oder Funktionsreifung? *Zeit. Tierpsychol.*, vol. 2, p. 132-144.
1946. HALDANE (J. B. S.). — The interaction of nature and nurture. *Ann. Eugen.*, vol. 13, p. 197-205.
1951. HALL (C. S.). — The genetics of behavior. In S. S. Stevens (Ed.) *Handbook of Experimental Psychology*. New-York: Wiley, Chap. 9, p. 304-329.
1954. HALLOWELL (A. I.). — The self and its behavioural environment. In E. S. Carpenter (Ed.) *Explorations Two*. Toronto: Univ. of Toronto.
1933. HARRIS (L. J.), CLAY (J.), HARGREAVES (J.) et WARD (A.). — Appetite and choice of diet. The ability of the vitamin-B deficient rat to discriminate between diets containing and lacking the vitamin. *Proc. Roy. Soc.*, Ser. *B*, vol. 113, p. 161-190.
1949. HEBB (D. O.). — *The Organization of Behavior*. New-York: Wiley. — 1953. Heredity and environment in mammalian behavior. *Brit. J. Anim. Behav.*, vol. 1, p. 43-47.
1950. HEDIGER (H.). — *Wild Animals in Captivity*. London: Butterworths.
1931. HERTZ (Mathilde). — Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. *Zeit. vergl. Physiol.*, vol. 14, p. 629-674. — 1933. Ueber figurale Intensitäten und Qualitäten in der optischen Wahrnehmung der Biene. *Biol. Zbl.*, vol. 53, p. 10-40.
1949. HESS (W. R.). — *Das Zwischenhirn — Syndrome, Lokalisationen, Funktionen*. Basel: Schwabe.
1929. HINGSTON (R. W.). — *Problems of Instinct and Intelligence*. New-York: Macmillan.
1935. HOLST (E. V.). — Erregungsbildung und Erregungsleitung im Fischrückenmark *Pflüg. Arch.*, vol. 235, p. 345-359. — 1935. Über den Prozess der zentralnervösen Koordination. *Pflüg. Arch.*, vol. 236, p. 149-158. — 1950. Quantitative Messung von Stimmungen im Verhalten der Fisch. *Sympos. Soc. Exper. Biol.*, IV, *New-York: Acad.* Pr., p. 143-174.
1931. HOLT (E. B.). — *Animal Drive and the Learning Process*. London: Norgate.
1945. HONIGMANN (H.). — The visual perception of movement by toads. *Proc. Roy. Zool. Soc.* ser. B, vol. 132, p. 291-307.
1945. HOWELLS (T. H.). — The obsolete dogmas of heredity. *Psychol. Rev.*, vol. 52, p. 23-34.
1940. HOWELLS (T. A.) et VINE (D. O.). — The innate differential in social learning. *J. abnorm. Soc. Psychol.*, vol. 35, p. 537-548.
1949. HUNT (E. L.). — Establishment of conditioned responses in chick embryos. *J. comp. physiol. Psychol.*, vol. 42, p. 107-117.
1941. HUNT (J. McV.). — The effects of infant feeding-frustration upon adult hoarding in the albino rat. *J. abnor. Soc. Psychol.*, vol. 36, p. 338-360.
1947. HUNTER (W. S.). — Summary comments on the heredity-environment symposium. *Psychol. Rev.* vol. 54, p. 348-352.
1941. JAMES (W. T.). — Morphological form and its relation to behavior. In *The Genetic and Endocrinic Basis for Differences in Form and Behavior*. Am. Anat. Mem., vol. 19, Sect. VI, p. 525-643. — 1952. Observations on the behavior of newborn puppies. I. Method of measurement and types of behavior involved. *J. Genet. Psy.*, vol. 80, p. 65-73. — 1952. Observations on the behavior of newborn puppies. II. Summary of movements involved in group orientation. *J. Comp. Psy.*, vol. 45, p. 329-335. —
1911. JENNINGS (H. S.). — 1905. Modifiability in behavior. I. Behavior of sea anemones. *J. Exper. Zool.*, vol. 2, p. 447-472.
1930. JENNINGS (H. S.). — *The Biological Basis of Human Nature*. New-York: Norton.
1953. KAGAN (J.) et BEACH (F. A.). — Effects of early experience on mating behavior in male rats. *J. comp. physiol. Psy.*, vol. 46, p. 204-208.
1942. KEELER (C. E.). — The association of the black (non-agouti) gene with behavior in the Norway rat. *J. Hered.*, vol. 33, p. 371-384.
1942. KEELER (C. E.) et KING (H. D.). — Multiple effects of coat color genes in the Norway rat, with special reference to temperament and domestication. *J. Comp. Psychol.*, vol. 34, p. 241-250.
1953. KENNEDY (J. S.). — Host plant selection in Aphididae. *Tr. IXth Int. Cong. Entom., Amsterdam*, p. 106-113. — 1954. Is modern ethology objective. *Brit. J. Anim. Behav.*, vol. 2, p. 12-19.
1949. KENT (G. C.) Jr. et LIBERMAN (M. J.). — Induction of psychic estrus in the hamster with progesterone administered via the lateral brain ventricle. *Endocrin.*, vol. 45, p. 29-32.
1927. KINDER (Elaine F.). — A study of the nest-building activity of the albino rat. *J. Exper. Zool.*, vol. 47, p. 117-161.
1933. KRECHEVSKY (I.). — Hereditary nature of « Hypotheses ». *J. Comp. Psychol.*, vol. 16, p. 99-116.
1947. KRUCHINSKY (L.), — The role played by peripheral impulses in the sexual form of behaviour of males. C. Rend. (Doklady) *Ac. Sci. U. R. S. S.*, vol. 55, p. 461-463.
1924 KUO (Z. Y.). — A psychology without heredity. *Psychol. Rev.*, vol. 31, p. 427-448. — 1930. The genesis of the cat's response to the rat. *J. Comp. Psychol.*, vol. 11, p. 1-30. — 1932. Ontogeny of embryonic behavior in Aves. I. The chronology and general nature of the behavior of the chick embryo. *J. Exper. Zool.*, vol. 61, p. 395-430. — 1932 *b*. Ontogeny of embryonic behavior in Aves. II. The mechanical factors in the various stages leading to hatching. *Ibid.*, vol. 62, p. 453-489. — 1932 *c*. Ontogeny of embryonic behavior in Aves. III. The structure and environmental factors in embryonic behavior. *J. Comp. Psychol.*, vol. 13, p. 245-272. — 1932 *d*. Ontogeny of embryonic behavior in Aves. IV. The influence of embryonic movements upon the behavior after hatching. *Ibid.*, vol. 14, p. 109-122. — 1939. Total pattern or local reflexes? *Psychol. Rev.*, vol. 46, p. 93-122.
1953. LABRIOLA (J.). — Effects of caesarean delivery upon maternal behavior in rats. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.*, vol. 83, p. 556-557.
1938. LASHLEY (K. S.). — Experimental analysis of instinctive behavior. *Psychol. Rev.*, vol. 45, p. 445-471. — 1947. Structural variation in the nervous system in relation to behavior. *Ibid.*, vol. 54, p. 325-334. — 1949. Persistent problems in the evolution of mind. *Quart. Rev. Biol.*, vol. 24, p. 28-42.
1937. LEBLOND (C. P.) et NELSON (W. P.). — Maternal behavior in hypophysectomized male and female mice. *Amer. J. Physiol.*, vol. 120, p. 167-172.
1953. LEHRMAN (D. S.). — A critique of Lorenz's « objectivistic » theory of animal behavior. *Q. Rev. Biol.*, vol. 28, p. 337-363.
1940. LEUBA (C.). — The need for a systematic study of innate nature. *Psychol. Rev.*, vol. 47, p. 486-490.
1946. LISSMAN (H. W.). — The neurological basis of the locomotory rhythm in the spinal dogfish (*Scyllium canicula, Acanthias vulgaris*). II. The effect of de-afferentation. *J. Exper. Biol.*, vol. 23, p. 162-176. — 1950. Proprioceptors. In *Sympos. Soc. Exper. Biol.*, IV, *New-York: Academic Pr.*, p. 34-59.
1935. LORENZ (K.). — Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Ornithol.*, vol. 83, p. 137-213; p. 289-413. — 1950. The comparative method in studying innate behaviour patterns. In *Sympos. Soc. Exper. Biol.*, IV, New-York: Academic Pr., 221-268.
1935. MAIER (N. R. F.) et SCHNEIRLA (T. C.). — *Principles of Animal Behavior*. New-York: McGraw-Hill. — 1942. Mechanisms in conditioning. *Psychol. Rev.*, vol. 49, p. 117-134.
1949. MARTINS (T.). — Disgorging of food to the puppies by the lactating dog. *Phys. Zool.*, vol. 22, p. 169-172.
1948. MARTINS (T.) and VALLE (J. R.). — Hormonal regulation of the micturition behavior of the dog. *J. comp. physiol. Psychol.*, vol. 41, p. 301-311.
1941. MASSERMAN (J.). — Is the hypothalamus a center of emotion? *P. Med.*, vol. 3, p. 3-25.
1942. MAYR (E.). *Systematics and the Origin of Species*. New-York: Columbia Univ. — 1948. The bearing of the new systematics on genetical problems. In Demerec, M. (Ed.) *Advances in Genetics*. New-York: Acad. Press, vol. 2, p. 205-237.
1907. MCCRACKEN (Isabel). — The egg-laying apparatus in the silkworm (*Bombyx mori*) as a reflex apparatus. *J. Comp. Neurol. Psychol.*, vol. 17, p. 262-285.
1940. MCGRAW (Myrtle). — Basic concepts and procedures in a study of behavior deve-

lopment. *Psychol. Rev.*, vol. 47, p. 79-89. — 1946. Maturation of behavior. In *L. Carmichael (Ed.) Manual of Child Psychology*. New-York: Wiley, Chap. 7, p. 332-369.
0000. McNiven (M. A.). — Responses of the chicken, duck and pheasant to a hawk and goose silhouette — A controlled replication of Tinbergen's study. (*Unpubl.*).
1940. Metfessel (M.). — Relationships of heredity and environment in behavior. *J. Psychol.*, vol. 10, p. 177-198.
1898. Mills (W.). — 1898. *The Nature and Development of Animal Intelligence*. London: Unwin.
1940. Moore (A. R.) et Welch (J. C.). — Associative hysteresis in larval Amblystoma. *J. Comp. Psychol.*, vol. 29, p. 283-292.
1950. Morgan (C. T.) et Stellar (E.). — *Physiological Psychology*. (2nd Ed.). New-York: McGraw-Hill.
1940. Muller (H. J.). — Bearings of the « Drosophila » work on systematics. In J. Huxley (Ed.) *The New Systematics*. Oxford: Clarendon.
1940. Munn (N. L.). — Learning experiments with larval frogs. *J. Comp. Psychol.*, vol.29, p. 97-108.
1929. Needham (J.). — *The skeptical Biologist*. London: Chatto.
1951. Nissen (H.), Chow (K. L.) et Semmes (Josephine). — Effects of restricted opportunity for tactual, kinesthetic, and manipulative experience on the behavior of a chimpanzee. *Amer. J. Psychol.*, vol. 64, p. 485-507.
1935. Padilla (S. G.). — Further studies on the delayed pecking of chicks. *Journ. Comp. Psychol.*, vol. 20, p. 413-443.
1943. Pantin (C. F. A.) et Pantin (A. M. P.). — The stimulus to feeding in *Anemonia sulcata. J. Exper. Biol.*, vol. 20, p. 6-13. — 1950. Behaviour patterns in lower invertebrates. In *Sympos. Soc. Exper. Biol.*, IV, New-York: Acad. Pr., p. 175-195.
1919. Parker (G. H.). — *The Elementary Nervous System*. Phila.: Lippincott.
1937. Parr (A. E.). — On self-recognition and social reaction in relation to biomechanics, with a note on terminology. *Ecol.*, vol. 18, p. 321-323.
1933. Patterson (T. L.). — Comparative physiology of the gastric hunger mechanism. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, vol. 34, p. 55-272.
1936. Pattie (F. A.) JR. — The gregarious behavior of normal chicks and chicks hatched in isolation. *J. Comp. Psychol.*, vol. 21, p. 161-178.
1936. Prosser (C. L.). — Rhythmic activity in isolated nerve centers. *Cold Spr. Harb. Sympos. Quant.* Biol., vol. 4, p. 339-346.
1939. Rasmussen (E. W.). — Wildness in rats. *Acta Psychol.* (Hague), vol. 4, p. 295-304.
1932. Ray (W. S.). — *A preliminary study of fetal conditioning*. Ch. Devel., vol. 3, p. 173-177.
1942. Redfield, R. (Ed.). — *Levels of integration in biological and social systems*. Lancaster: Cattell Pr.
1942-1943. Richter (C. P.). — Total self-regulatory functions in animals and human beings. *Harvey Lect.*, vol. 38, p. 63-103. — 1952. The effect of domestication on the steroids of animals and man. In *Ciba Found. Colloq. Endocrin.*, III. London: Churchill.
1950. Riess (B. F.). — The isolation of factors of learning and native behavior in field and laboratory studies. *Ann. N. Y. Ac. Sci.*, vol. 51, p. 1093-1102.
1953. Rosenblatt (J.). — *Mating behavior of the male cat. The role of sexual experience and social adjustments*. Ph. D. thesis: Library, New-York Univ.
1953. Rosenblatt (J.), Wodinsky (J.), Failla (Marie L)ou, Cohn (Ruth) and Frank (A.). — Analytical studies on maternal behavior and litter relations in the domestic cat. II. From birth to weaning. (*Unpubl.*).
1911. Schaeffer (A. A.). — Habit formation in frogs. *J. Anim. Behav.*, vol. 1, p. 309-335.
1938. Schneirla (T. C.). — A theory of army-ant behavior based upon the analysis of activities in a representative species. *J. Comp. Psychol.*, vol. 25, p. 51-90. — 1939. A theoretical consideration of the basis for approach-withdrawal adjustments in behavior.

Psychol. Bull., vol. 37, p. 501-502. — 1941. Social organization in insects, as related to individual function. *Psychol. Rev.*, vol. 48, p. 465-486. — 1944. A unique case of circular milling in ants, considered in relation to trail following and the general problem of orientation. *Amer. Mus. Nov.*, No. 1253, p. 1-26. — 1946. Problems in the biopsychology of social organization. *J. abnorm. Soc. Psychol.*, vol. 41, p. 385-402. — *Psychology, Comparative*. Encyclop. Brit. — (1948 Ed.) vol. 18, 690-760. — 1949. Levels in the psychological capacities of animals. In R. W. Sellars et al. (Eds.) *Philosophy for the Future*. New-York: Macmillan, p. 243-286. — 1950. The relationship between observation and experimentation in the field study of behavior. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, vol. 51, p. 1022-1044. — 1952 *a*. A consideration of some conceptual trends in comparative psychology. *Psychol. Bull.*, vol. 49, p. 559-597. — 1952 *b* Basic correlations and coordinations in insect societies with special reference to ants. *Coll. Int. Cent. Nat. Rech. Sci.*, vol. 34, p. 247-269. — 1953 *a*. The army-ant queen: keystone in a social system. *Éull. Un. Int. Etude Ins. Soc.*, vol. 1, p, 29-41. — 1953 *b*, In K. Roeder (Ed.) *Insect Physiology*. New-York: Wiley. Basic problems in the nature of insect behavior. Chap. 25. — Insect behavior in relation to its se. tting *Ibid.*, Chap. 26. — Modifiability in insect behavior. *Ibid.*, Chap. 27. — Collective activities and social patterns among insects. *Ibid.*, Chap. 28.
1954. Schneirla (T. C.), Brown (R. Z.) et Brown (Frances). — The bivouac or temporary nest as an adaptive factor in certain terrestrial species of army ants. *Ecol. Monogr.*. vol. 24, p. 269-296.
1942. Schooland (J. B.). — Are there any innate behavior tendencies? *Genet. Psychol Monogr.*, vol. 25, p. 219-287.
1902. Scott (W. E. D.). — Data on songbirds. *Science*, vol. 15, p. 178-181. — 1904. The inheritance of song. *Science*, vol. 19, p. 957-959.
1949. Searle (L. V.). — The organization of hereditary maze-brightness and maze-dullness. *Genet. Psychol. Monogr.*, vol. 39, p. 279-325.
1934. Selye (H.), Collip (J. B.) et Thompson (D. L.). — Nervous and hormonal factors in lactation. *Endocrin.*, vol. 18, p. 237-248.
1934. Selye (H.) et Mckeown (T.). — Further studies on the influence of suckling. *Anat. Rec.*, vol. 60, p. 323-332.
1937. Seward (Georgene H.) et Seward (J. P.). — Internal and external determinants of drives. *Psychol. Rev.*, vol. 44, p. 349-363.
1913. Shepard (J. F.) et Breed (F. S.). — Maturation and use in the development of an instinct. *J. Anim. Behav.*, vol. 3, p. 274-285.
1931. Shirley (Mary). — The sequential method for the study of maturing behavior patterns. *Psychol. Rev.*, vol. 38, p. 507-528.
1953. Siegel (A. I.). —Deprivation of visual form. definition in the ring dove. I. Discriminatory learning. *J. comp. physiol. Psy*chol., vol. 46, p. 115-119. — 1953. Deprivation of visual form definition in the ring dove. II. Perceptual-motor transfer. *Ibid.*, vol. 46, p. 249-252.
1921. Smith (S.) and Guthrie (E. R.). — *General Psychology in Terms of Behavior*. New-York: Appleton.
1950. Snyder (L. H.). — *The Principles of Heredity* (4th Ed.). Boston: Heath.
1948. Spelt (D. K.). — The conditioning of the human fetus in utero. *J. Exper. Psychol.*, vol. 37, p. 338-346.
1946. Sperry (R. W.). — Ontogenetic development and maintenance of compensatory eye movements in complete absence of the optic nerve. *J. Comp. Psychol.*, vol. 39, p. 321-330.
1952. Spieth (H. T.). — Mating behavior within the genus Drosophila (Diptera). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 99, p. 401-474.
1954. Stern (C.). — Two or three bristles? *Amer. Sci.*, vol. 42, p. 212-247.
1954. Thompson (W. R.) et Heron (W.). — The effects of restricting early experience on the problem-solving capacity of dogs. *Canad. J. Psychol.*, vol. 8, p. 17-31.

1937. THORPE (W. H.) et JONES (F. G. W.). — Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, ser. B, vol. 124, p. 56-81.
1948. TINBERGEN (N.). — Social releasers and the experimental method required for their study. *Wilson Bull.*, vol. 60, p. 6-52. — 1951. *The Study of Instinct.* New-York : Oxford Univ. Press.
1939. TINBERGEN (N.) et KUENEN (D. J.). — Über die auslösenden und die richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln (*Turdus m. merula* L. und *T. e. ericetorum* Turton). *Z. Tierpsychol.*, vol. 3, p. 37-60.
1950. TINBERGEN (N.) et PERDECK (A. C.). — On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick (*Larus argentatus argentatus* Pont). *Behav.*, vol. 3, p. 1-39.
0000. TOBACH (Ethel), FAILLA (Marie Lou) et SCHNEIRLA (T. C.). — Analytical studies on maternal behavior and litter relations in the domestic cat. I. Parturition. (*Unpubl.*).
1926. TRACY (H. C.). — The development of motility and behavior reactions in the toadfish (*Opsanus tau*). *J. Comp. Neurol.*, vol. 40, p. 253-369.
1943. TUCKER (B. W.). — Brood-patches and the physiology of incubation. *Brit. Birds*, vol. 37, p. 22-28.
1946. UYLDERT (Ina E.). — A conditioned reflex as a factor influencing the lactation of rats. *Acta Brev. Neerl.*, vol. 14, p. 86-89.
1953 *a*. VAN DER KLOOT (W. G.) et WILLIAMS (C. M.). — Cocoon construction by the Cecropia silkworm. I. The role of the external environment. *Behav.*, vol. 5, p. 141-156.— 1953 *b*. Cocoon construction by the Cecropia silkworm. II. The role of the internal environment. *Ibid.*, vol. 5, p. 157-174.
1922. WADA (Tomi). — An experimental study of hunger in its relation to activity. *Arch. Psychol.*, vol. 57, p. 1-65.
1954. WARREN (Roslyn P.). — The sexual behavior before and after castration of the adrenalectomized male golden hamster treated with DCA. *Ph. D. thesis*: Library, New-York Univ.
000. WARREN (Roslyn P.) et ROSENBLATT (J.). — Does progesterone induce estrus behavior by action on the hypothalamus? (*Unpubl.*).
1914. WATSON (J. B.). — *Behavior: An Introduction to Comparative Psychology.* New-York : Holt. — 1919. *Psychology from the Standpoint of a Behaviorist.* Philadelphia : Lippincott. — 1925. *Behaviorism.* New-York : Norton.
1915. WATSON et LASHLEY (K. S.). — Homing and related activities in birds. (Papers Dept. Mar. Biol., 7). *Carn. Inst. Wash. Publ.*, No 211, p. 9-60.
1941. WEISS (P.). — Autonomous versus reflexogenous activity of the central nervous system. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, vol. 84, p. 53-64. — 1954. Some introductory remarks on the cellular basis of differentiation. *J. Embryol. Exper. Morphol.*, vol. 1, p. 181-211.
1940. WERNER (H.). — *Comparative Psychology of Mental Development.* New-York : Harpers.
1928. WHEELER (W. M.). — *The Social Insects.* New-York : Harcourt, Brace.
1899. WHITMAN (C. O.). — Animal behavior. Biological lectures, 1898, *Marine Biol. Lab., Wood's Hole, Mass.*, p. 285-338. — 1919. *Behavior of pigeons.* (v. 3, post. works; H. A. Carr, Ed.), Carn. Inst. Publ. No. 257, p. 1-161.
1939. WICKENS (D. D.) et WICKENS (Carol). — A study of conditioning in the neonate. *Psychol. Bull.*, vol. 36, p. 599.
1933. WIESNER (B. P.) et SHEARD (Norah M.). — *Maternal Behavior in the Rat.* Edinburgh : Oliver and Boyd.
1940. WINDLE (W. F.). — *Physiology of the Fetus: Origin and Extent of Function in Prenatal Life.* Philadelphia : Saunders. — 1950. *Reflexes of mammalian embryos and fetuses.* In P. Weiss (Ed.) *Genetic Neurology.* Chicago : Univ. Chicago Press.
1933. WOLF (E.). — Das Verhalten der Bienen gegenüber flimmernden Feldern und bewegten Objekten. *Zsch. vergl. Physiol.*, vol. 20, p. 151-161.

1941. YEAKEL (E. H.) et RHOADES (R. P.). — A comparison of the body and endocrine gland (adrenal, thyroid and pituitary) weights of emotional and non-emotional rats. *Endocrinol.*, vol. 28, p. 337-340.
1913. YERKES (R. M.). — The heredity of savageness and wildness in rats. J. *Anim. Behav.*, vol. 3, p. 286-296.

DISCUSSION

K. LORENZ. — Herr Prof. Schneirla hat uns wahrhaft bewunderungswürdige Biespiele erfolgreicher Analysen höchst komplexer Verhaltensweisen der army ants überzeugend vorgeführt. Insbesondere hat er in überzeugender Weise dargetan, was für ein hoher Grad der Artspezifität des Verhaltens auch dort zustande kommen kann, wo sehr viel individuelle Lernvorgänge und andere Faktoren, die keineswegs unmittelbar genetisch determiniert sind, in dieses Verhalten eingehen. Ich erinnere z. B. an die Bilder, die er uns von der charakeristischen Verteilung der ausschwärmenden Ameisen verschiedener Arten gezeigt hat. Ich finde mich in Übereinstimmung mit allem, was er in Hauptteil gesagt hat, aber in schärfstem Widerspruch zu einigen von den Schlüssen, die er am Ende (S. 14 u. 15 seines Ms.) daraus zieht. Vor allem behaupte ich, dass all das Richtige das in dem Vortrag gesagt wurde, keineswegs zu dem Schlusse berechtigt, der in den Conclusions 3 gezogen wird, nämlich dass die Bezeichnungen « angeboren » und « erworben » auf tierisches Verhalten und seine Organisation nicht anwendbar seien. Dieser Schluss wird nur dadurch möglich, dass in dem ganzen Vortrag nicht eine einzige einfache Instinktbewegung auch nur Erwähnung findet, auf die der Terminus « angeboren » berechtigtermassen anwendbar ist. Ich stimme Prof. Schneirla völlig darin bei dass einfache Fälle in denen die starr determinierte Bewegungsweise zu Tage tritt, nicht allzuhäufig sind. Es ist aber Aufgabe der Biologie nach den einfachsten Fällen zuc suchen, denn der ganze Erfolg hängt von der Auffindung solcher Fälle ab, die günstige Objekte darstellen. Die Mendel'schen Gesetze sind dadurch gefunden worden, dass der monohybride Bastard sich in reinster Ausprägung der Aufmerksamkeit des Beobachters aufdrängte. Dass Prof. Schneirla aus der Existenz komplizierter Verhaltensweisen, in denen viele Faktoren sich mischen, den Schluss zieht, die Faktoren des Angeborenen und des Erworbenen seien in ihren Wirkungen grundsätzlich nicht zu trennen, ist ebenso unzulässig, wie wenn jemand aus der scheinbaren Regellosigkeit des Aufspaltens von Mischlingen zwischen Mops u. Dackel auf die Ungültgkeit der Mendel'schen Gesetze schliessen würde.

Ich greife auf klassische Beispiele rein angeborener Instinktbewegungen zurück, die ich schon in meinem Vortrag erwähnt habe. Ich erinere an die Kopfputzbewegungen cyclorhapher Fliegen die, kopflos ausgeschlüpft, die noch in Inneren des Thorax eingestülpten Augen an der Stelle putzen, an der sie sich befänden, wenn die Ausstülpung des Kopfes normal stattgefunden hätte. Ich erinnere an die von Paul Weiss als Knospen kreuzweise transplan

tierten Vorder-Extremitäten von Amblystoma, die lebenslänglich und unbelehrbar die herkunftsgemässe Bewegungskoordination beibehielten, und ich könnte sehr viele andere ebenso überzeugende Beispiele anführen .

Wenn Prof. Schneirla diesen Bewegungsweisen das Attribut « angeboren » aberkennt, so möchte ich ihn fragen, welche Kriterien er für eine Verhaltensweise postulieren würde, um ihr diesen Terminus zuzubilligen.

Sämtliche Verhaltensweisen, die Prof. Schneirla in seinem Vortrag begrifflich erfasst hat, enthalten tatsächlich Faktoren des Lernens. Ich behaupte indessen, dass es wissenschaftlich nicht legitim ist, einen weiteren Begriff aufrecht zu erhalten und seine Unanalysierbarkeit dogmatisch zu behaupten, wo Tatsachen vorhanden sind, die zu einer Verengerung des Begriffes geradezu zwingen und eine weitere Analyse möglich machen. Wo dies der Fall ist, dort ist meiner Meinung nach ebenso wohl die Begriffsverengerung wie das Weitertreiben der Analyse Pflicht.

T. C. SCHNEIRLA. — Of course I cannot really believe that Prof. Lorenz agrees with everything I have said in my paper, which is too kind a comment rom him, or he wouldn't find it necessary to disagree with the conclusions. This point is difficult to answer satisfactorily, since I think the conclusions follow from the considerations offered in the body of the paper. But the reason may be that I haven't been able here to present enough of the evidence that led me to these conclusions, because time has required a considerable shortening of all parts of the presentation and the omission of much material which would have helped greatly. My ms. can give a better conception of how I appraise the difficult topic assigned to me by Prof. Grassé than this talk from notes can have offered.

Of course we do not find species-typical behavior which might be used as a taxonomic character and yet depends *altogether* on extrinsic factors. I don't think we will, and haven't predicted it. But I have said that intrinsic factors alone will not account for the development of such behavior or any behavior in any species. I meant to emphasize the impossibility of understanding the result, species-typical behavior, without considering the interrelationships of intrinsic *and* extrinsic factors from stage to stage. The problem is not only oversimplified but is misrepresented when we try to understand the behavioral outcome in terms of encapsulated endogenous determiners of patterns, independent of such interrelationships. No proof of « Erbkoordination » in this sense has yet appeared.

Prof. Lorenz says that the gist of the problem of « the innate » concerns the « instinctive movement », and that I haven't considered any such movements. Answering this point is somewhat complicated by the fact that I fear the « instinct problem » cannot be formulated as succinctly and positively as this without omitting and distorting both problems and subject matter. Frankly, I haven't labelled anything as « instinctive movement », because I can't bring myself to accept the concept. The origin of the kind of nuclear movement Prof. Lorenz emphasizes remains to be demonstrated in better

studies of ontogeny than we have had on any phyletic level. The « instinctive movement » is an abstraction which he finds convenient and of heuristic value, but which may be only relatively different from other actions more variable in their form. More knowledge of individual differences in similar forms of behavior, as well as intraindividual differences from one situation to another, should help to clarify this matter.

My second main point has been concerned with considering the close and complex interrelationships of extrinsic and intrinsic factors (and their trace effects) in development. This I believe is a better overall way to approach the problem of instinctive behavior. Prof. Lorenz has not accused me of ignoring hereditary factors, and I appreciate this. The critical point is how hereditary influences enter into behavior on each phyletic level, and I believe that we must consider them as inseparably merged from the beginning of development in what I have called the systems of « intervening variables ». I haven't ignored the problem of what ethologists call « the instinctive movement », although the impression may have been gained from my failure to use the term. I do not think it can be separated so neatly from other aspects of development on the assumption of an insulated genic-c. n. s. determination. The question of what we may call nuclear, species-typical movements cannot be left out of any such discussion, but I believe that it is more essentially merged with other problems in development. So I have treated it this way, for example in discussing the head-lunge in the pecking response of certain birds. Kuo's fundamental work shows that for an understanding of species typical movements we must analyse ontogeny from stage to stage of development.

The ethologists' analysis of the so-called « instinctive movement » unfortunately is limited almost entirely to the adult or postnatal condition, and does not base itself on ontogenetic prerequisites. I have suggested in effect that if they went further back they would find processes such as I have discussed in connection with the interrelationships of the maturation and experience variables. His results indicate that at earlier stages there may be aspects of the experience type, often introduced through the organism's own activities, which are not learning but still leave trace effects important for later development. Dr. Lorenz asks why the chick pecks and the nestling young of perching birds gape. I think that when we understand the complexities of ontogeny well enough in the different species the answer may be more apparent But it seems important that at an early stage the embryo chick's head-lifting movement occasionally is combined with a bill-opening which may be really homologous to the anlage of gaping in the nestling of perching species. If so, what happens later to divert it into a pecking pattern? Comparative analytical studies of the embryonic stages seem necessary. Incidentally, we know the gaping response only in outline and for post-hatching stages. For example, although Tinbergen and Kuenen conclude in favor of innately effective visual releasing stimuli for gaping, Dr. Lehrman suggests on what appear to be good grounds that post-hatching events are responsible for the specificity of these « visual releasers ».

So in my paper I offer reasons for doubting any clearcut distinction between the innate and the acquired. It is difficult to see how extrinsic influences, through effects such as I have called « experience », can be distinguished sharply from the endogenous processes Prof. Lorenz seems to consider linear consequences of genic factors leading to « instinctive movements ».

I have also expressed concern about the fact that the concept of the « instinctive movement » seems to have diverted attention from analysis of interrelationships on different phyletic levels. Not only the ontogenetic origin of such nuclear actions, but also their relation to other aspects of the behavior pattern, may prove very different in the principal phyletic types.

Prof. Lorenz asks what proof I would accept for the IRM and the « instinctive movement. » As I have suggested, evidence for an encapsulated, strictly central IRM, is incomplete until other conditions intrinsic and extrinsic to the organism have been sufficiently considered. Peripheral processes have been excluded from the determination of fundamental movement systems, I suggest without due cause. Our present knowledge of what happens in the nervous system during development is greatly strained by this bold procedure. In cases such as that of the gray goose, which have been studied only postnatally and in the adult form, the behavior processes are not necessarily locked within neural centers until the act catches our attention in its adaptive form, (e. g., egg-rolling). We are not in a position to exclude other developmental prerequisites. For all we know at present, the operation of egg-rolling may depend in part upon organism-environment relationships even in earlier post-hatching life, and even in the earlier stages of incubation.

I believe that there are some important differences in the way various workers on behavior, including present company, search for and interpret evidence. Let me emphasize that I am no more favorable to underestimating, and certainly not to ignoring, hereditary factors underlying species-typical behavior than are ethologists affiliated with Prof. Lorenz's theory. But even before I heard about Dr. Lorenz's fascinating work, around 1930 and six years before I read « Der Kumpan..., » I affiliated myself with a less positivistic, less deductive and more inductive point of view dedicated to finding how such factors really influence behavior typically appearing in different species. For taxonomic purposes, and genetic studies, naturally, expedients such as the IRM or other presumed one-to-one relationships between genes and behavioral items will continue to be postulated. But let us recognize that they are expedients and not necessarily absolutes, indications of fundamental truths. It is possibly this positivistic and seemingly teleological aspect of Prof. Lorenz's writings which has led to the accusation of finalism. It is most encouraging to hear him deny deserving such an accusation.

O. KOEHLER. — 1° Praeformistisch? Warum nicht ebensogut epigenetisch? Ich habe die Ehre, auf Hans Spemanns Lehrstuhl zu sitzen.

2° Warum sollen Gene nur zu Anfang der Ontogenese wirken (p. 2, point 1, conclusions p. IX, point 1)? Gene sind Reduplikanten, in *jedem* Kern *jeder*

Zelle *jedes* Entwickelungsstadiums gleicherweise anwesend. Die Behauptung des Redners widerspricht strikt den Tatsachen der Phaenogenetik. Jeder polyphaene Erbfaktor, der zu verschiedenen Zeiten in die Entwicklung eingreift, wie das Gen A bei *Ephestia kühniella,* beweist das Gegenteil.

3° Gegen richtig ausgeführte Kaspar Hauser-Versuche ist nichts einzuwenden. Wenn *mehrere* Kaspar *Hausers jeder gleich* handeln, so *muss* das auf Erblichkeit beruhen. Vergleiche auch die total ertaubten Kaspar Hausers *(Turdus, Pyrrhula)*, die doch den vollen Artgesang singen.

4° *Phylogenie.* Wenn ich im Stehen linksum mache, oder bei stehenden Beinen nur den Oberkörper um 90° nach links wende, oder nur den rechten Arm oder nur den Kopf um 90° wende, mein Fahrrad oder die Schneeschuhe um 90° wende, so sind das lauter verschiendene Mechanismen, aber alles sind meine Linkswendungen. Ähnlich bei Amöben, *Ucas*, Bären und Affen. Das tertium comparationis nennen wir Taxis; wir haben diesen Begriff gut brauchen können und brauchen ihn auch heute noch.

5° Seite 11, das Rattenbeispiel: « however » mehr sensible Empfindlichkeit des Penis; deshalb ist der Coitus nicht erlernt, sondern er bleibt angeboren. Wie sollte man eine so ungeheuerlich komplizierte Koordination je erlernen? Das Tier wird nur stärker sexualisiert und koitiert daher öfter.

6° Purposive, Seite 13. Genau so « purposive » sieht es aus, wenn die *Amoeba verrucosa* auf den Oscillariafaden, der Leukozyt auf den *Streptococcus* losgeht und sie ihn fressen, wenn im Zeitrafferbild das *Metridium* sich zum Nachbar neigt, dem man Fleisch auf die Mundscheibe gelegt hat, und wenn der Säugling nach dem Spielzeug greift. Von wann an ich das als Säugling purposively tat, das habe ich leider vergessen.

Mrs. SPURWAY-HALDANE. — The technique by which M. Lorenz diagnoses a movement to be what he calls instinctive is precisely the same technique by which *ecotypes* are distinguished from *ecophenes.* « Rearing in isolation » means rearing in one kind of experimental garden. M. Schneirla and M. Lehrman are discussing embryological experiments to elucidate the epigenetics of ecotypes. The botanical equivalent of Lorenz's study has no satisfactory name. It was begun by Gaston Bonnier and is today associated with the names of Turesson of Uppsala and Clausen at Berkeley, to mention only senior workers. The antithesis « innate » and « acquired » has not been used for 30 years in many fields of biology.

T.C. SCHNEIRLA. — The first question asked by Mrs. Haldane is answered very differently according to our attitude toward what « complexity » really means in behavior. I believe that to interpret phyletic differences correctly, behavioral complexity (meaning the number of items of any kind), and qualitative make up (meaning how the behavior is organized and what capacities are involved) must be distinguished. Behavior in a lower invertebrate and in a mammal may both be complex in the sense of this distinction, but the mammal's adjustment to the situation may be very superior in organization and

in capacities involved, For instance, I found that a particular maze pattern with six blind alleys is learned both by Formica ants and by white rats. Both habits are complex; in fact, that of the ants is more so than that of the rats, but important qualitative differences are indicated in favor of the mammal. The ants cannot transfer their habit appreciably, but in a different situation (e. g., running to nest instead of to food-box) must relearn the main adjustment. Their habit is mainly restricted to the situation of learning, whereas the rats transfer rather freely. Both are complex habits, but insect and mammal have learned very different kinds of adjustments. The rat can run the maze in reverse if necessary, with an appreciable saving, — the ant has only a minimal saving. The point appears to be similar for behavior ordinarily included under the « instinct » problem, when members of different phyla are compared. Our chief problem concerns how behavior develops from a given genetic basis in each animal type; but both complexity and plasticity may have a different and distinctive meaning for each type, as capacities for organizing and modifying behavior differ. How behavior develops is the problem to solve, rather than distinguishing between what is innate and what is acquired. The latter seems as much a pseudo-problem as does nature *vs.* nurture, and I have tried to suggest how these concepts « innate » and « acquired » can be improved upon in developmental theory.

As concerns the concept of « ecotype », I believe that current advances in genetics stimulated by ecological considerations are consistent with the type of theoretical approach represented in my paper. To understand either genetic isolation of ecotypes, the extrinsic relations of the organism must be considered, both during development and in the functional mature form. The factors underlying isolation as a result of selection are not shown to be restricted neural factors, but somatic, physiological and behavioral factors. Their change under selection pressure seems to demand a close study of extrinsic-intrinsic relationships in ontogeny.

M. KLEIN. — J'ai été extrêmement intéressé par Mr le Professeur Schneirla mais aussi découragé, car je me suis rendu compte qu'un psychologue peut utiliser les faits mis à jour par la biologie dans l'édification de ses généralisations, alors que le biologiste qui expérimente doit rigoureusement rester en contact avec les faits. Dans tout ce qui concerne les bases biologiques du comportement sexuel et en particulier de la parturition nous nous permettons de renvoyer à notre rapport. Il relate des expériences qui permettent peut-être de faire la part de l'inné et de l'acquis.

T.C SCHNEIRLA. — We certainly don't consider these questions of basic mammalian behavior settled, Dr. Klein, and of course we are very interested in the meaning of evidence concerning neurohumoral factors. But the relationships of neurohumoral and other organismic factors to behavior are unfortunately very inadequately understood at present, and in any case do not represent mutually exclusive approaches. Further progress seems to demand a greater variety of approaches. We try to be constantly aware of hormonal

factors in our work, and plan to incorporate specific tests of them at the appropriate stage in our studies. There are ample illustrations of what significant contributions endocrinological studies can make to these problems, and Dr. Klein's own work furnishes some good instances. But it is probable that no one branch of biology can solve the problems of instinctive behavior alone; instead, better coordination of various approaches is called for.

I have tried to show that the dichotomy of the innate and the learned has been carried too far in such studies; so far that it has obscured ontogenetic factors which may prove to be critical. Interactions of organism and developmental context are highly complex and demand analytical study; neither endocrine factors nor any others produce behavior directly. In animals raised apart from their kind, abnormalities in mating are common but are not traceable to specific organic factors, — specific glandular or other physiological deficiencies have not been demonstrated as sole primary factors. And in the « collared rats » in the experiment of Birch, at least one of the important factors underlying maternal failure seems to be habitual and perceptual grounded in the conditions of development. Specific organic factors have not been isolated as causing the results, and the physiological factors indicated may be secondary. Perceptual orientation seems to be among the important intervening variables accounting for the appearance of such patterns, but certainly factors such as endocrine effects must also be considered in the causal pattern of parturition and litter care.

D. LEHRMAN. — It appears that Dr. Lorenz and Dr. Schneirla do not mean quite the same thing when they speak of the analysis of ontogeny. I mean no disrespect for Heinroth's monumental work when I say that his studies of ontogeny were descriptive studies, inventories, of the order of development of various behavior patterns, and interspecific comparisons of them. This is, of course, extremely valuable, but it does not yet throw light on the nature of the processes underlying the development. Indeed, the purely descriptive nature of Heinroth's (and Lorenz's) studies of ontogeny may have facilitated the development of what is, in our opinion, the too-simple idea that the development of each movement pattern reflects the self-differentiation of a motor center specific to it, and which contains the coordination intra-centrally. This is a very early stage of ontogenetic analysis, and physiological assumptions based on the idea of isomorphism between the developing movements and the developing motor centers are likely to be misleading. Just as in the case of experimental embryology, we need an attitude of not being satisfied with formal descriptions of developmental sequences, but of needing insight into the developmental relations and forces which give rise to these sequences. Such an attitude may lead, very often, to the discovery that unlearned behavior patterns depend just as much on the inheritance of peripheral as of central features of the animal. It may clarify matters if I try to disentangle the issues in the case of the immature Bearded Tit's display. No one can claim that this movement pattern must be learned.

But the fact that it appears before the feathers which it displays have grown in does not necessarily mean that it emanates fully-formed from a motor center. Such a conclusion implies knowledge about the histological situation in the musculature of the beard area, and information about the conditions of sensitivity and afferent inflow and receptor distribution there, which we simply do not possess. There are actually very, very few cases where we seem to have enough sound information to make the leap from the fact of autogenous variation in irritability in the CNS to the assumption of the endogenous production of complex behavior patterns. These cases are in lower animals, are about a lower-level coordination (locomotion) and are entangled in conflicting evidence.

Assumptions about what is innate will be on a much more secure basis when we have more information about the physiological genetics of behavior. Isolation experiments give certain information about the non-relevance of some kinds of experience, but do not say anything about where or at what level or at what age the « innateness » lies. We should have (and I hope soon to have for doves) information about *correlated* genetic and physiological studies of differences in social behavior patterns, as we already have, to some extent, about wildness and tameness in turkeys and rats, or about some differences in temperament in dogs. Without the *physiological*-genetic approach, more genetic information will not settle the question of the relationship, for example, between innateness and endogeneity.

Many of these problems are, of course, already inherent in the data made available by ethological research. I wonder, however, whether it may be that the concentration on formal descriptions, on isomorphic assumptions of central nervous function, and on the somewhat artificial dichotomy between innate and acquired, prevents ethological students from being attracted to ontogenetic studies, in the sense used by Schneirla.

T.C. SCHNEIRLA. — This remark of Dr. Lehrman's appropriately brings in a part of my paper which was only mentioned in the talk. The study of Van der Kloot and Williams belongs in such a discussion as an example of a significant analysis of a behavior pattern in a solitary insect. In my ms. the point is made that while this study reveals both endogenous and extrinsic factors underlying the appearance of cocoon-spinning in the Cecropia caterpillar, these must be considered as closely interrelated both in development and in function. In the behavior pattern of spinning, only in an abstract manner can we consider either intrinsic or extrinsic aspects as effective without the other.

And in the vertebrate sphere, when the problem is carried into further detail we find physiological factors such as those discussed by Dr. Benoit most relevant for the understanding of interrelationships between stages in development. I have discussed some of the other functions which seem to implement the ontogenetic progression. It is another aspect of the situation I mentioned in commenting on Prof. Klein's response to my paper.

D. MORRIS. — I would like to thank Prof. Schneirla for all the work he has done in pointing out the dangers involved in some of the conceptual dichotomies employed by ethologists, for example the dualism of innate — acquired. But I think he would agree about the fundamental place which such dichotomies hold in our scientific thinking (innate — acquired, matured learnt, internal — external etc...). Clearly, this is a very convenient way of approaching the basic problems of behaviour, and I feel that much of the criticism that has been levelled against Prof. Schneirla's ideas, has been the result of a feeling that he is denying such dualism. But I do not think that his theorisign is incompatible with *certain* dichotomies. I agree with him fully that the innate — acquired dualism, as used by ethologists, in the past, has been most unfortunate. It has probably been the cause of more *wastage* of time and energy than any other concept in behaviour. But I wonder if he would accept that the following dichotomy is not only convenient for our actual researches but also free from the dangers he has discussed.

I suggest that we can consider all behaviour as the result of the effect on the *zygote* of two types of experience. Firstly there is *species experience*, and secondly there is *particular individual experience*. Species experience is common to all members of a species, starts from the specific zygote, and proceeds step by step in an inevitable sequence under the conditions *natural* to that species. (The genetic variation which exists in a species can be overlooked here). (What has preoccupied Schneirla and Lehrman is the effect of such developmental stages on subsequent stages). Then, with special-individual-experience, we are dealing with those effects which operate uniquely in the case of each individual. This dichotomy is near to the maturation — learning one, but, as Schneirla and Lehrman have pointed out, the cloaking of species-experience-development under the name of maturation has led to some concealment of the problems of behaviour ontogeny.

I will conclude by giving an example to clarify my point: an animal may develop a red colour or a response to a red colour as the result of a long chain of « species-experience » common to all individuals of that species (except those artificially altered by experimenters), but such an animal may, in one individual, respond to a « black pebble next to a crooked twig » on the border of its territory and such a response will occur *only* in that individual of the species and is the result of individual-experience. Both types of experience can be analysed and now I come to my disagreement with Schneirla and Lehrman. They seem to think that, because ethologists have cloaked behaviour ontogeny problems under such words as « innate » or « maturation » this has been detrimental not only to the understanding of behaviour ontogeny, but also to the understanding of all *other* problems of ethology. I agree with the first, but not the second. I do not believe that the studies of such aspects of ethology as behaviour taxonomy, for example, and other non-ontogenetic aspects of behaviour, have suffered much from our attitude to maturation.

T. C. SCHNEIRLA. — I agree in essence with Dr. Morris's point and would

add only this. Sometimes a theoretical dichotomy is logically useful in the introductory stages of an investigation but may involve artificial distinctions opposing further advances. I believe the dichotomy of the innate and acquired falls into this class with respect to « instinct » theory, and needs some drastic correction and improvement as I have suggested. Although the concepts of maturation and experience as I have defined them also involve a dichotomy, in keeping with scientific progress it is a less rigid one representing overlapping, fused, closely interrelated systems in ontogeny. One important improvement is a stronger and somewhat different emphasis upon interrelationships through development and upon the role of trace effects; another is an emphasis upon factors of early experience, feedback and extrinsic factors and the trace effects of these, antedating learning if the species has this capacity. To repeat, I think it is crucial whether the members of a dichotomy are treated as mutually exclusive and sharply separable or as capable of entering into different classes of relationships dependent on their context.

E. PH. DELEURANCE. — Je voudrais présenter quelques remarques sur l'exposé du Professeur Schneirla :

1. Il déclare « In certain species of *Formica* ants for example, a habituation to the colony odor may begin in the larval stage and transfer to some extent to influence a continuation in the adult stage.» Nous connaissons quelques cas d'un tel phénomène (exemple des expériences de Thorpe sur ce qu'il nomme « larval imprintings »). Mais cela n'est pas général. Ainsi, chez les Guêpes *Polistes*, j'ai pu élever un couvain de *P. omissus* avec des sujets de *P. gallicus*. Or, à la naissance des imagos, j'ai constaté une intolérance totale entre les sujets des deux espèces ! En fait, chez le Poliste, l'habituation à l'odeur du nid est acquise à l'état *imaginal :*

a. Si l'on isole dès sa naissance l'imago, on remarque qu'il n'est généralement plus toléré par la société après quelques jours.

b. Pendant le premier jour, qui suit sa naissance, l'imago est accepté sur *n'importe quel nid* (nous nous servons de ce caractère dans nos expériences sur les variations de la population imaginale en présence d'un couvain donné).

L'opinion du Professeur Schneirla me paraît donc en désaccord avec l'observation. Remarquons d'ailleurs que le problème est complexe, car il arrive qu'une Guêpe s'absente d'un nid pendant une, voire deux semaines, et qu'à son retour, elle est parfaitement tolérée !

2. Il me paraît indéniable que la trophallaxie joue un rôle très important dans le comportement social, spécialement dans les Insectes à sociétés complexes (Termites et Fourmis par exemple). Cependant, dans la façon du Professeur Schneirla de concevoir son rôle sur le comportement, je constate qu'il s'agit généralement d'une action limitée au *déclenchement* d'une activité. Il ne me semble pas démontré qu'elle ait un rôle dans la *création* du comportement. L'activité des Insectes me paraît être très stéréotypée, et la part de l'acquis, toujours faible, ne me semble pas y tenir un rôle *fondamental.*

Notons d'ailleurs en passant l'extrême difficulté qu'il y aurait d'interpréter

selon ce point de vue le comportement reproducteur très complexe de maints Hyménoptères prédateurs ! Le concevoir comme acquis me paraît impossible.

3. Je suis entièrement d'accord avec le Professeur Schneirla sur l'action fondamentale des facteurs organiques. Il l'a démontré dans son admirable travail sur les Fourmis *Eciton :* c'est là une acquisition majeure dans nos connaissances sur le comportement des sociétés d'Insectes. Le rôle des facteurs organiques est à la base de l'évolution générale des sociétés d'Insectes. Ainsi, chez *Polistes* (j'aurai l'occasion de vous en parler) ces facteurs me semblent déterminer l'évolution, par cycles successifs, du nid; chez la Guêpe, le phénomène fondamental serait différent de chez *Eciton :* il se rapporterait à l'oophagie nutritiale (au moins pour le premier cycle).

Mais, ces facteurs organiques me paraissent agir sur l'organisation et l'intensité des comportements stéréotypés (comme la récolte, la construction, etc...), *qui, eux, ne semblent pas dépendre d'un apprentissage.* L'observateur ne peut se défendre de l'idée qu'ils *préexistent fondamentalement* et qu'ils n'appartiennent pas aux phénomènes que nous avons l'habitude de considérer comme appartenant au comportement acquis (i. e. plastique).

On peut discuter sur la signification du mot inné, mais on peut difficilement englober sous le même terme de « learning » des phénomènes comme le conditionnement à l'état larvaire, par exemple, d'un facteur qui réapparaîtra à l'état adulte (cf. aussi Dr. Lehrman, le cas des Tourterelles qui ont une copulation préférentielle avec l'espèce qui les a élevées dans leur jeune âge). Pavlov, dans son livre sur les réflexes conditionnés, insiste sur la nécessité d'« entretenir » le conditionnement pour maintenir l' « habitude » acquise. Je ne pense pas qu'il aurait souscrit à une telle extension de sa notion du réflexe conditionné. Dans le conditionnement, nous étudions l'action de facteurs immédiats sur le comportement. Dans l'ontogenèse du comportement, exposé par le Professeur Schneirla, il s'agit de phénomènes beaucoup plus complexes. Le conditionnement peut y jouer un rôle (je le crois !) mais combien d'autres phénomènes ne s'y ajoutent-ils pas?

Je pense qu'il conviendrait de définir clairement ce que l'auteur entend par « behaviour pattern ».

M. SCHNEIRLA. — Here and now I can offer no clear hypothesis for the spontaneous social reactions which Dr. Deleurance has demonstrated in his wasps. As with many other types of spontaneous reactions in insects and other animals, more should be known about ontogenetic background before we can say what is essential to their appearance. Experimental change of the developmental situation may be enlightening.

On the other hand, various lines of evidence suggest that situational effects may be important in the behavioral development of numerous social insects and others. The effect of pervasive colony odor on the later social reactions of the newly emerged callow ant is a case which we understand only partially. The circumstances of such effects may differ greatly for species, according to their organic mak eup as concerns glandular factors, for example.

That is, an isolated insect has developed the species-typical glands, and thereby can stimulate itself variously in species-typical ways. This is only one of numerous possibilities. Experiments involving nest-environment changes in larval cf. pupal stages should be worthwhile.

Early habituation is one possible factor, and such factors must be expected to apply to different species and eco-races in different ways and to different extents. This for one seems worth testing in very different contexts, in relation to the progressive function of feeding reflexes, for example, the appearance of foraging, and the like.

A concept only partially clarified and explored is « trophallaxis », exchange-of-stimulation as a factor in the rise of group organization. Granted that its role is more limited in some cases than others, this very fact is a significant lead to the analysis of species social patterns and their development. A great variety of organism-environment interactions is indicated, and many types of individual stimulative relationships. For example, in the appearance of such behavior, what is the influence of species-typical equipment promoting regurgitation, in some social insects, or the influence of tufts of hairs associated with secretory tissues (as in certain inquilines)? Comparative study of such matters has scarcely begun. Each such piece of morphological equipment should be regarded as a part of the context in which the given behavior develops, influential not only intrinsically but also an interacting with and contributing to the prevailing extrinsic situation.

The nest is another complex of factors which must be analyzed for each insect type. I have suggested its role in the appearance and maintenance of species functional patterns in army ants. But this factor is not produced simply through predetermined endogenous organizations, — rather it results from complex interrelationships of factors from many sources: those concerning different types of individuals interacting with one another and with the extrinsic setting.

M. HALDANE. — Dans ce Colloque, on se heurte à des difficultés linguistiques. Or, assez souvent un Anglais comprend mieux le français, l'allemand, l'italien, peut-être même le russe, que l'américain, et sans doute les Américains éprouvent-ils des difficultés semblables. Si donc, j'ai bien compris M. Schneirla et M. Lehrman, je leur adresse les critiques suivantes :

1. J'allume ce papier. Je dis qu'il brûle parce que je l'ai allumé. M. Schneirla me dira peut-être que j'ai tort parce que le papier ne brûlerait pas si nous étions dans le vide ou dans l'azote. Moi, je dis que la différence entre un papier allumé et un papier non allumé est une affaire d'allumettes et non pas d'oxygène. Je dis aussi que la différence des comportements d'un Moineau jeune et d'un Canard jeune dépend du génotype et non de l'expérience.

2. Tout caractère d'un organisme adulte est un caractère acquis pendant son ontogenèse. Cela ne veut pas dire que ce n'est pas un caractère inné. Les caractères morphologiques innés sont assez souvent acquis par ces trophallaxies intercellulaires que l'on appelle action hormonale et induction. C'est un but capital de la génétique moderne de faire l'analyse causale du développement de tout caractère morphologique. La réussite de telles analyses ne démentira pas les notions fondamentales de la génétique.

3. Les généticiens n'emploient pas beaucoup le mot « inné ». Voici comme Darwin a employé le mot « innate ».

« The passion for collecting, which leads a man to be a systematic naturalist, a virtuoso, or a miser, was very strong in me, and was clearly innate, as none of my sisters or brother ever had this taste». (*Autobiographie*, p. 3).

4. Biffons, si vous le voulez, le substantif « instinct », mais pas l'adjectif « instinctif ». Mais biffons aussi le mot « learning » ou « apprentissage » qui est beaucoup moins clair. Quant à moi, je préfère garder le mot « instinctif » pour des comportements aussi stables que les caractères morphologiques.

M. SCHNEIRLA. — Prof. Haldane's match-and-paper illustration serves nicely up to a point. It seems to suggest fairly well many of the endogenous-extrinsic interrelationships which I have discussed for the development of instinctive behavior. Of course to predict the result we must consider not only kind of paper but also how it has been prepared for the test, also the match, atmospheric conditions, and so on. As Prof. Haldane's own writings bring out, to follow this analogy, certain types of paper burn more readily than others under most conditions, but certain conditions favor burning in all papers. To understand these differences, paper burning must be represented as a chemical reaction, in which differences both in « paper genetics and « paper experience » and their varieties of possible interrelationships come into play.

I think that geneticists themselves have contributed considerably to the point of view represented in my paper. Thus the word « innate » is not often used by geneticists in their theory, because (it would seem) of an awareness that while species-typical patterns basically concern the different genotypes, these are expressed only through a multitude of extrinsic circumstances necessarily bound up in the developmental processes of the species.

I am not suggesting that the concept « instinct » be crossed out from the list merely because it encourages overlooking the complexity of the intervening variables and often encourages accepting a one-to-one relationship between genes and behavior. But I prefer « instinctive » behavior as a lesser evil, since it is still recognized that the contribution of the genotype is basic to species-typical behavior, however indirectly genes are related to phenotype. In my treatment of the concept of « maturation » I have suggested concentrating upon the study of variations in species development under different conditions, — focussing upon the nature of developmental interrelationships rather than upon hereditary background or upon extrinsic influences as though either could be regarded as unitary. No more, it should be added, can the concept « learning » be used as though it referred to separable and distinct processes in development. Z. Y. Kuo, one of those who argued vehemently for giving up « instinct », also favored giving up « learning » for similar reasons. The point is not to hamstring ourselves by discarding useful concepts, but to improve

them by relating them better to reality. I think the concepts of « maturation » and « experience » better express the real picture of relationships in ontogeny than innate and acquired.

M. SCHNEIRLA à M. LORENZ. — Certainly this series of graduated behavior patterns in related species is important material for behavioral analysis. But we find them in all parts of the animal series, and it does not seem likely that one theoretical formula will account for them all, — at least until striking differences in capacity and organization are taken into account. Correspondences can be described between species morphological characteristics and typical aspects of species behavior, but the connection is not necessarily the same in different phyla. The characteristic movements, stereotyped movements, « instinctive movements » and the like, may have very different relationships to the context of development on the various phyletic levels. In my discussion of the concepts of maturation and experience I tried to bring out some of the possibilities.

An important problem of this kind, which I could only mention, is the problem of isolation mechanisms in speciation. Here cases have been reported in which one specific factor of morphology or of behavior seems responsible for the isolation, a true lock-and-key relationship opposing crossing of species. But good studies are few, and for the case of certain xiphophorin fishes Clark, Aronson and Gordon negate this simple interpretation. They find instead that the isolation mechanism concerns factors of many kinds in morphology, physiology and behavior, complexly interrelated, and with an involved genetic background. It would appear that emphasis upon the most apparent morphological-behavioral correspondences as presumed lock-and-key devices may not only oversimplify the ontogenetic processes accounting for behavior patterns, but actually misrepresent them. And there is reason to expect that their genetic bases may also be comparably misrepresented.

XII

A NEUROBIOGICAL ANALYSIS OF THE INNATE BEHAVIOR OF MAN

by

† Robert Gesell
(Ann Arbor, Michigan)

INTRODUCTION

Were it possible to retrace the steps of organic evolution into the early transformations of matter one might find nucleic acid in the process of initiating life upon this planet for this molecule, as it is found today in living cells, owes its existence to its life-like properties of self-reproduction and of organizing matter into living structure. In these respects the nucleic acid molecule is thought to be unique.

As the fundamental constituent of the gene, as possessor of limitless self-perpetuation, and as transmitter of individual characteristics to succeeding generations nucleic acid may indeed have been the « mother molecule of life ».

The staggering number of structural permutations of this molecule, possibly 10^{1500}, its theoretically inexhaustible evolutionary potentialities, set the stage for boundless natural selection and for limitless variety of life.

Through some strange turn of circumstances inanimate matter was transformed into animated creatures. Animated matter increased at the expense of inanimate matter. Animate and inanimate pitted themselves, so to speak, one against the other, and in that competition animate also pitted itself against animate. In the ceaseless struggle which followed, a tremendous variety of life appeared upon the planet.

WISDOMS OF LIFE

Astounding wisdoms came into being — wisdoms of the body, wisdoms of the instincts, and wisdoms of the mind. The ways of living varied in countless details. Many creatures lived solely or mainly by the wisdoms of

them by relating them better to reality. I think the concepts of « maturation » and « experience » better express the real picture of relationships in ontogeny than innate and acquired.

M. SCHNEIRLA à M. LORENZ. — Certainly this series of graduated behavior patterns in related species is important material for behavioral analysis. But we find them in all parts of the animal series, and it does not seem likely that one theoretical formula will account for them all, — at least until striking differences in capacity and organization are taken into account. Correspondences can be described between species morphological characteristics and typical aspects of species behavior, but the connection is not necessarily the same in different phyla. The characteristic movements, stereotyped movements, « instinctive movements » and the like, may have very different relationships to the context of development on the various phyletic levels. In my discussion of the concepts of maturation and experience I tried to bring out some of the possibilities.

An important problem of this kind, which I could only mention, is the problem of isolation mechanisms in speciation. Here cases have been reported in which one specific factor of morphology or of behavior seems responsible for the isolation, a true lock-and-key relationship opposing crossing of species. But good studies are few, and for the case of certain xiphophorin fishes Clark, Aronson and Gordon negate this simple interpretation. They find instead that the isolation mechanism concerns factors of many kinds in morphology, physiology and behavior, complexly interrelated, and with an involved genetic background. It would appear that emphasis upon the most apparent morphological-behavioral correspondences as presumed lock-and-key devices may not only oversimplify the ontogenetic processes accounting for behavior patterns, but actually misrepresent them. And there is reason to expect that their genetic bases may also be comparably misrepresented.

XII

A NEUROBIOGICAL ANALYSIS OF THE INNATE BEHAVIOR OF MAN

by

† ROBERT GESELL
(Ann Arbor, Michigan)

INTRODUCTION

Were it possible to retrace the steps of organic evolution into the early transformations of matter one might find nucleic acid in the process of initiating life upon this planet for this molecule, as it is found today in living cells, owes its existence to its life-like properties of self-reproduction and of organizing matter into living structure. In these respects the nucleic acid molecule is thought to be unique.

As the fundamental constituent of the gene, as possessor of limitless self-perpetuation, and as transmitter of individual characteristics to succeeding generations nucleic acid may indeed have been the « mother molecule of life ».

The staggering number of structural permutations of this molecule, possibly 10^{1500}, its theoretically inexhaustible evolutionary potentialities, set the stage for boundless natural selection and for limitless variety of life.

Through some strange turn of circumstances inanimate matter was transformed into animated creatures. Animated matter increased at the expense of inanimate matter. Animate and inanimate pitted themselves, so to speak, one against the other, and in that competition animate also pitted itself against animate. In the ceaseless struggle which followed, a tremendous variety of life appeared upon the planet.

WISDOMS OF LIFE

Astounding wisdoms came into being — wisdoms of the body, wisdoms of the instincts, and wisdoms of the mind. The ways of living varied in countless details. Many creatures lived solely or mainly by the wisdoms of

their bodies, others by the wisdoms of their instincts operating through the wisdoms of their bodies, still others by the wisdoms of the mind, substituting in varying degrees for the wisdoms of the body and of the instincts. Each individual met life in its characteristic ways as was determined by its specific inherited endowments. Each individual tresured in its protoplasm the advantages gained over years of struggle with the environment and so became a living imprint of nature, a living interpretation of the forces of nature of which it was counterpart. It is this perpetuated record of action and reaction between the animate and past environments that we seek to understand in ethology.

WISDOMS OF MAN

Man stands apart from other creatures in the relatively minor role of his corporeal endowments. His inferior body is little more than carrier of nerve and germ cells with which he takes advantage of his competitors by cleverness and by numbers. By force of intellect he acquires artificial acoutrements of survival lacking in his natural endowments — mechanical power and speed, camouflage, venom, craftiness, etc. But in the final test for dominance, man against man, cleverness against cleverness, intelligence threatens to outwit and defeat itself and spell its own doom.

It is as though the sciences were working in unison towards that end — the physical, the military, the medical sciences alike — one through biological innocence, one through biological intent, another through biological default of responsibility. Physical sciences create instruments of destruction without biological understanding. Military sciences dictate the course of the sciences in peace and war and destroy the works of man. The medical sciences, oblivious of the evolutionary role they are playing, promote life far beyond the capacity of the earth to provide respectable existence and destroy the society upon which man expects to prosper forever.

Never has man had a greater store of knowledge with which to live equitably with his environment yet never has he been threatened with a more ghastly future. Never has society been more dangerously disorganized. Never has it been in greater need of understanding. This strange paradox, questions the very definition of so-called intelligence and instinct and confronts the ethologist with an enigma of human behavior of the greatest practical issue.

In preparing my assignment of this colloquy I have assumed that particular emphasis of the neurophysiological mechanisms of behavior would be expected of me. I have accordingly presented basic concepts of motor behavior as a means of enquiry by analogy into the more intangible aspects of human behavior.

THE PAIRED HALF-CENTER-STRUCTURAL AND FUNCTIONAL UNIT OF THE NERVOUS SYSTEM

Despite the difficulty of interpreting the higher nervous manifestations in terms of natural laws there is a growing belief that the nervous system performs its many functions by instrumentation of electrical energy.

This poses two distinct problems — first the mechanisms by which the

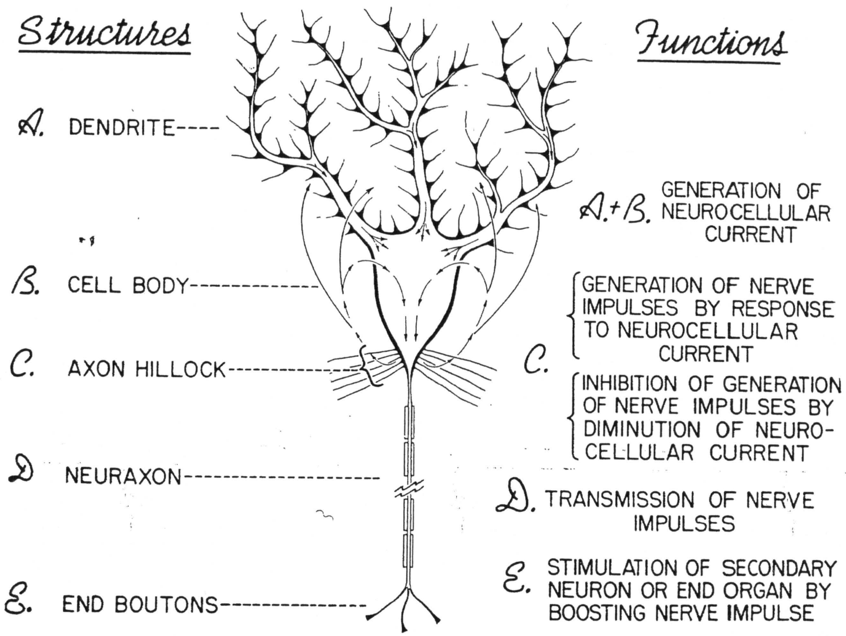


Fig. 1. — A theoretical concept of the specialization of strucure and of function of the nerve cell. Structural specializations are represented on the left and corresponding fonctional specializations on the right.

electrical energy is created and second the mechanisms by which this energy is implemented.

The chief source of electrical energy is presumed to be the nerve cell and the chief means of implementing this energy is believed to be the interlocked half-center. Details of this concept of nervous integration were first published in Die Ergebnisse der Physiologie, 1940, in « A Neurophysiological Interpretation of the Respiratory Act » (1). Since then the concept of paired half-centers originally proposed by T. Graham Brown (2) has been extended to the functioning of the nervous system as a whole, the neurohumoral

theory (3) (4) has been incorporated in the general plan and confirmatory experimental evidence of the postulated nature of inhibition has been added.

Nervous electrical energy is thought to originate importantly in two ways — by differential metabolism of the nerve cell which turns the dendritic pole relatively negative to the axonic pole and by synaptic negativities of impulses superimposed upon dendritic negativity. These so-called centro-

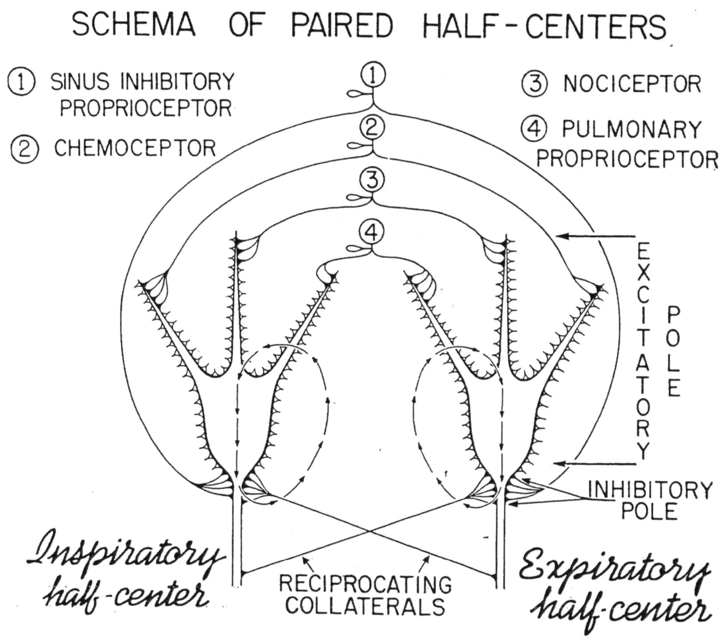


FIG. 2. — A simplified concept of paired half-centers representative of stereotyped motor rhythms. As schematized for the rhythmic act of breathing it consists of an interlocked pair of inspiratory and expiratory neurons. Dichotomized afferents carry streams of heterogeneous nerve impulses to both antagonists concommitantly. Reciprocating collaterals on the efferent side assure an alternating response of the antagonists to prevailing synaptic drives.

genic and reflexogenic components of electrical energy combine and create neurocellular currents flowing in circuits illustrated in figure 1.

In harmony with this concept the nerve cell is assumed to be structurally and functionally specialized — the cell body and dendrites as generator of neurocellular current, the axon hillock as generator of nerve impulses in response to this current, the neuraxon as transmitter of the newly created nerve impulses, the end bouton as electrical booster of nerve impulses and stimulator of neurons or end organs, and the axon hillock as site of convergence of inhibitory impulses into a composite negativity to counter dendritic negativity and thus inhibit nerve cell function.

The paired half-centers of breathing schematized in figure 2 illustrate

our concept of implementation of electrical energy by the nervous system. It consists of two nerve cells, one representing the inspiratory half-center and the other the expiratory half-center. Heterogeneous impulses converge upon these centers by a large variety of sensory afferents, chemoceptor, nociceptor, proprioceptor and others. These afferents dichotomize and thus carry impulses into both half-centers concommitantly. Reciprocating inhibitory collaterals interlocking the paired center, however, prevent a simultaneous stimulation of the antagonistic neurons. Thus when the inspiratory neurons are stimulated they dispatch nerve impulses to the inhibitory pole of the antagonistic expiratory neuron via the reciprocating collaterals which reduces the

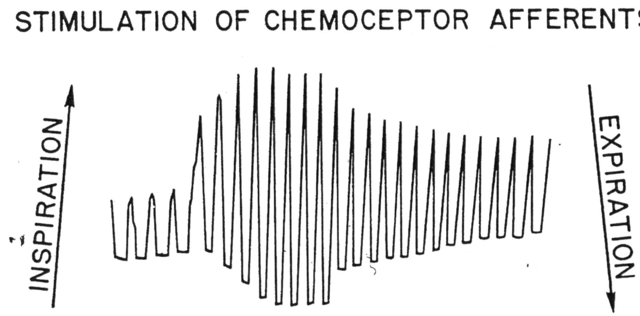


FIG. 3. — Respiratory response to repetitive stimulation of the dual excitatory chemoceptor afferents of the carotid nerve. Simultaneousness of summation of the inspiratory and expiratory components is indicated by the course of the joining the crest of inspiration and the troughs of expiration. Reciprocating collaterals direct these simultaneously summated synaptic drives alternately through the inspiratory and expiratory nerve cells.

expiratory neurocellular currents to subthreshold strength and holds them inhibited. At the close of inspiration the inhibitory impulses are withdrawn from the expiratory neurons thereby allowing them to discharge in a reciprocating manner. Thus one half-center alternates with the other. Only one half-center is active at a time.

The augmented breathing produced by repetitive stimulation of the dual excitatory chemoceptor afferents in figure 3 shows how the paired half-centers respond to increased stimulation. The impinging impulses summate at both half-centers at a rate indicated by the curves joining the crests of inspiration and the troughs of expiration. These summated drives are then alternately released in the inspiratory and expiratory neurons by the reciprocating collaterals in a manner comparable to the release of steam into the reciprocating pistons of the steam engine.

It is proposed that the stereotyped motor rhythms of the animal kingdom such as walking, swimming, flying, chewing, etc. are integrated by paired half-centers in the manner described for breathing.

Miscellaneous rivalries comparable to the alternation of inspiration and

expiration suggest that paired half-centers play an important role throughout the nervous system. Exposure of the left and right eyes to red and green colors respectively results in alternating perception of red and green. Both eyes directed at a single geometrical diagram capable of more than one interpretation of perspective causes rivalry, one interpretation replacing the other in succession. A bitter taste localized to one side of the tongue and sweet to the other also results in alternation of sensation.

Similar rivalries have been noted in animal behavior. In the gull, e. g., presented with a dummy egg of attractive size and shape but of objectional color Tinbergen noted that, « First the gull may peck at the egg and try to get it out of the nest, in the next instant it may raise its ventral feathers and settle down on the egg ». This was interpreted to indicate that the two sign stimuli « were, as it were, struggling for priority, each activating a different action » (5).

The primordial feelings of pleasantness and of unpleasantness come in succession, according to Alechsieff (6 *a*), but never simultaneously.

Higher intellectual functions reveal rivalries in word associations which led Osgood (6 *b*) to formulate an hypothesis of reciprocal inhibition of antagonistic reactions.

In the words of Emerson, « An inevitable dualism bisects nature so that each thing is half, and suggests another thing to make it whole ». Light and dark, warm and cold, hard and soft, wet and dry, positive and negative, pleasant and unpleasant, inspiration and expiration, etc. See Dixon on « The Mighty Opposites » (7).

And so it has seemed to us that dualities of nervous function are but the counterimage of the duality of nature long recognized by philosophers. Duality of the paired half-center may indeed have been the means by which nature was imprinted in man!

INNATE STRUCTURE AND INNATE FUNCTION

One of the outstanding aspects of behavior is the relation of function to structure. I know of no better approach to this problem than an analysis of the relatively simple act of breathing.

The filling of the lungs with air during the inspiratory phase requires a progressive strengthening of muscular contraction to overcome the increasing resistance of the lungs and torso. This is accomplished in two ways — by increase of frequency of muscle fiber twitch and by recruitment of inactive fibers into contraction in the manner shown in figure 4. Each fiber twitches with increasing frequency up to the end of inspiration. As one unit after another is recruited the number of tugs per unit falls off up to the last unit which may contribute but a single twitch.

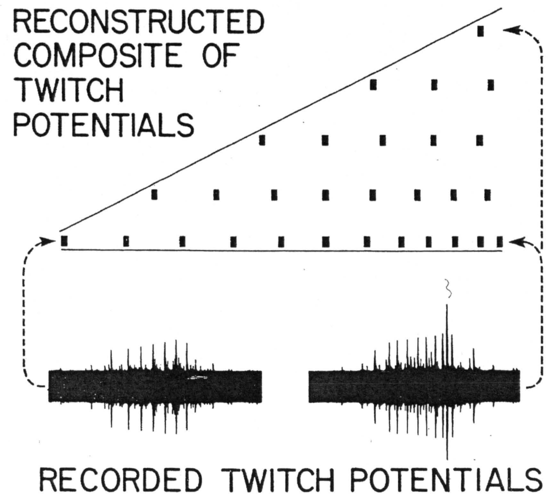


Fig. 4. — Activity pattern of inspiration. Two myoelectrograms of the diaphragm are shown below and a reconstructed composite pattern of muscle activity above. The composite shows an increasing twitch frequency in all fiber units and a recruitement of units into contraction along the diagonal. The lone outstanding action potential of the second electrogram illustrates a single twitch of a terminally recruited muscle unit, see also the composite.

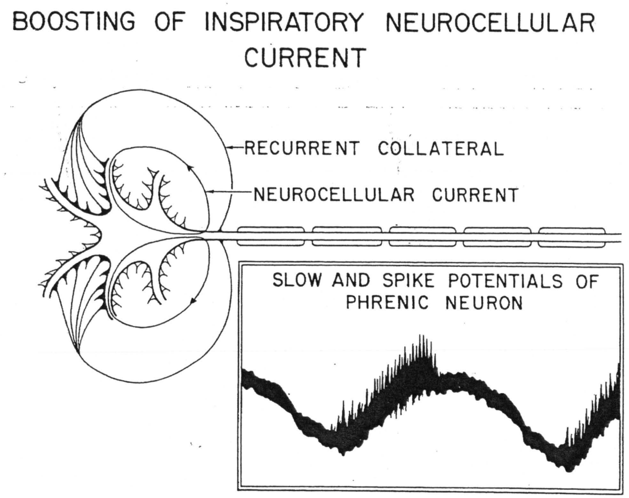


Fig. 5. — Progressive strengthening og an inspiratory contraction. The lower frame shows increase of neurocellular current and spike activity of the phrenic neurons associated with the strengthening of contraction. The upper diagram shows the recurrent collaterals of Cajal, the structural basis of feedback to the parent neuron and the automatic boosting mechanism of neurocellular current and nerve cell activity.

Increasing frequency of muscle twitch has been attributed to the recurrent collaterals of Cajal which carry impulses back to the parent neuron, thereby increasing its neurocellular current. The resulting increase of neurocellular current augments the feedback and so on up to the sudden interruption of the inspiratory act as illustrated in figure 5.

Recruitment of dormant nerve cells into activity was attributed to so-called recruiting collaterals. Nerve cell ≠ 1, e. g., acting as initiator of inspiration, dispatches impulses to dormant cell ≠ 2, thereby increasing its

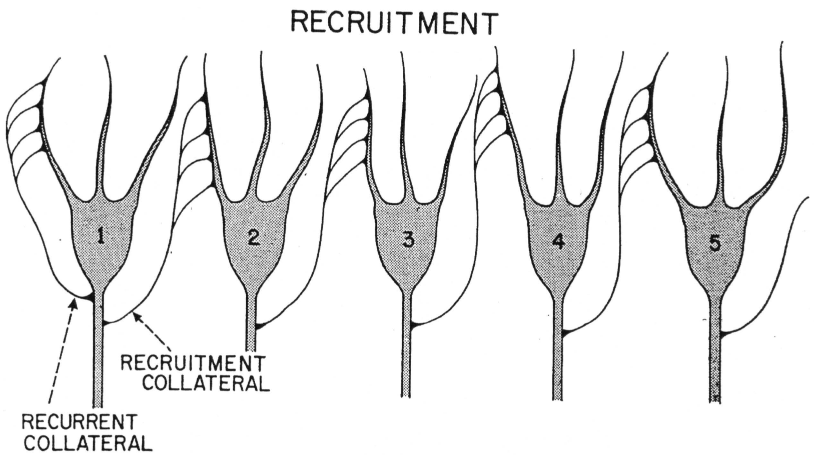


FIG. 6. — Recruitment collaterals. Series interlocking of nerve cells by means of recruiting collaterals theoretically assures a progressive recruitement.

neurocellular current to threshold value. Cell ≠ 2 in its turn recruits dormant cell ≠ 3 and so on.

Alternation of the phases of inspiration and expiration is the function of the reciprocating collaterals.

Now that reciprocating collaterals connecting one motor cell with another have been observed by Dr. Retzlaff (8) in the anterior horn, the reticular substance of the medulla, the cerebellar and cerebral cortex it can be said that the theoretical structural requirements for the integration of the respiratory act have been fairly well satisfied.

Motor acts of greater complexity no doubt require more intricate interlocking — the act of trotting for example in which four mechanically complex extremities are involved. In addition to the close interlocking of flexor and extensor half-centers of each extremity there must also be interlocking of left with right and front with rear centers. The simplest arrangement of interlocking that we were able to devise for a minimum of four paired half-centers resolves itself into one of reciprocating inhibitions shown in figure 7. On

closer consideration it became evident that a trot cycle must be far more intricately coordinated. The complicated mechanics of the multijointed extremities, the large number of antagonistic muscles, the still greater number of muscle fibers and their central representation by paired neurons must involve millions of interconnected nervous events.

The cycles of breathing and stepping as detailed above are but elaborations

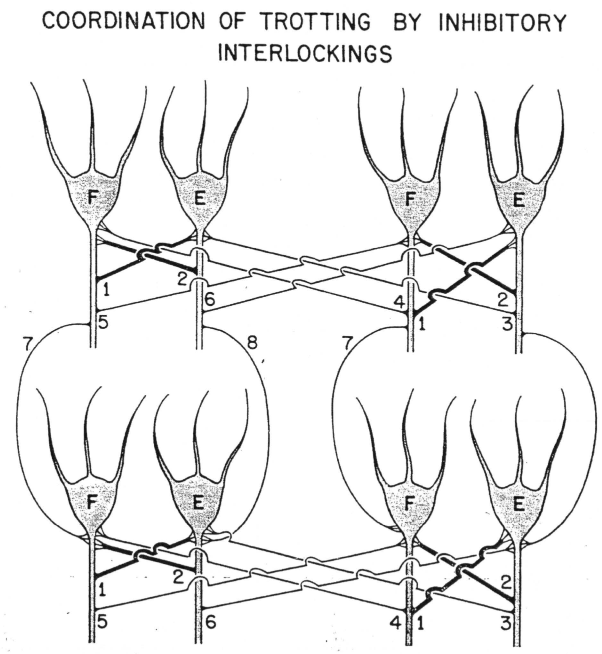


FIG. 7. — A simplified concept of the integrating events of a single trot cycle. This hypothetical schematization is based solely on the coordinating role of inhibition. Note that all collaterals terminate in the inhibitory poles of the motor neurons.

of the view that stereotyped movements throughout the animal kingdom are represented centrally by characteristic nervous organizations (T. Graham Brown (2), Coghill (9), Weiss (10), A. Gesell (11), and others). These structural units are presumed to be functionally self-sufficient and able to respond coordinately to steady nervous drive as the steam engine does to steady steam pressure with the aid of steam valves. This being true it is interesting to enquire more closely into the nature of nervous drive.

ACÉTHYLCHOLINE. — ITS THEORETICAL ROLE IN THE EVOLUTION OF THE NERVOUS SYSTEM

Sherrington (12) had established the fact that the duration of after-discharge of spinal reflexes varies directly with the duration of the stimulation.

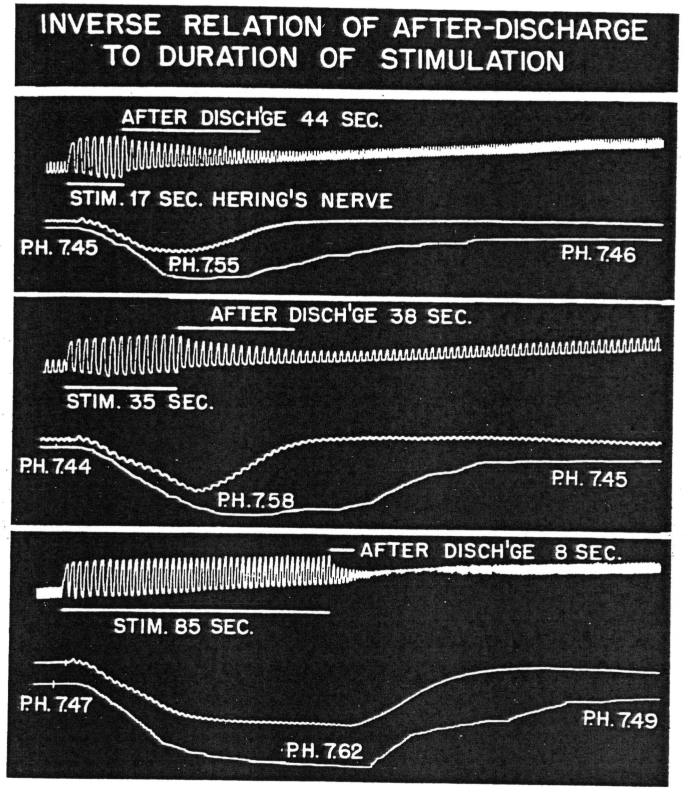


FIG. 8. — Inverse relation of the duration of after-discharge to the duration of stimulation of the carotid nerve. Stimulations last 17, 35, and 85 seconds, after-discharges 44, 38, and 8 seconds respectively. Note that duration of after-discharge diminishes as p^H increases.

To our surprise we found that the duration of reflex after-hyperpnea varied *inversely* as the duration of the stimulation (13). This fortuitous experiment called attention to the possibility that acetylcholine may have played a most

important role in shaping the course of evolution of the nervous system, for in seeking to explain these conflicting results it seemed that the alkalinization caused by excessive breathing might have speeded the enzymatic hydrolysis of physiologically liberated acetylcholine and so depleted the respiratory neurons of the residual neurohumor responsible for the after-discharge. It was on this premise that we formulated the following acid humoral theory of the chemical control of breathing (14).

Myriads of impulses impinging on the respiratory neurons (see fig. 2 and 10) liberate acetylcholine thereby creating neurocellular currents propor-

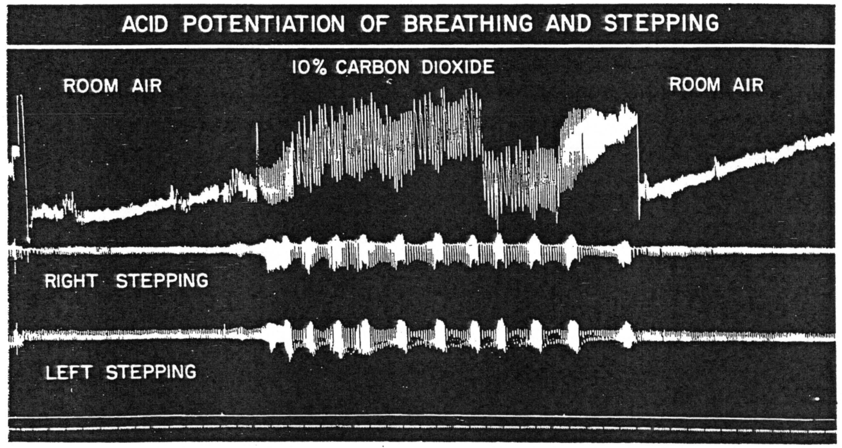


FIG. 9. — Acid potentiation of breathing and stepping resulting from administration of carbon dioxide in a mixture of room air and oxygen.

tionate to the amount of neurohumor accumulated in the respiratory center. Acid, acting as a physiological anticholinesterase, retards enzymatic hydrolysis of acetylcholine and thereby increases the amount of neurohumor in the respiratory center. The resulting hyperpnea in its turn washes out the excess acid and thereby increases the rate of hydrolysis of acetylcholine and reduces pulmonary ventilation. Thus the acidity of the respiratory center determines importantly the effectiveness of its prevailing synaptic drives.

It is not our opinion, however, that the acid humoral mechanism of control of respiration appeared as late in evolution as the gills, lungs and respiratory center but rather at a much earlier period corresponding to appearance of acetylcholine in primitive nervous systems immediately above the coelenterates (15). Squirming of the leech in an acid environment, e. g., is conceivably a respiratory device of considerable importance since it would move the individual into new opportunity for gaseous and nutrient exchange and by self-massage improve circulation within the individual itself. The pushing

of the immobile gills of the mackerel through the water by the tail at a velocity proportionate to the oxygen requirements indicates a chemical regulation of breathing at nervous levels lower than the conventional respiratory center. A similar relation of locomotion is seen in the squid where the propelling jet ventilates the gills (14).

There are many indications that the acid humoral control of breathing was exploited as a basic mechanism of nervous integrations after its adoption as a respiratory device. Acid potentiation, e. g., occurs wherever acetylcholine is known to participate in nervous function, in striated muscle, in gut, in glandular secretion, and in peripheral inhibition of the heart. The stimulating action of carbon dioxide on breathing suggests the possibility that all nerve centers may be cholinergic and that all may be susceptible to acid potentiation though not necessarily as pronounced as the respiratory center. Comparison of the effects of carbon dioxide on breathing and on trotting in the spinal dog in figure 9 showed surprisingly equal potentiation of these obviously diverse acts. Similar potentiations by physostigmine, a well-known anticholinesterase, indicate that carbon dioxide does act as a physiological anticholinesterase.

Carbon dioxide does indeed appear to play a regulative role in motor acts other than breathing, a fact not generally appreciated. McDowall (16), e. g., found that administration of carbon dioxide to a decerebrate animal increased its rigidity. Tinbergen (5) noted intensification of response of the Daphnia to light. Fraenkel (17) observed respiratory rhythm in three thoracic ganglia of the locust, the center having the fastest natural rhythm serves as the temporary pacemaker. Roeder (18) in turn found that bursts of impulses may be recorded from the ventral cord of the melanoplus if surrounded in an atmosphere containing 5 % carbon dioxide (unpublished).

The well known effects of carbon dioxide on breathing have tended to minimize the importance of carbon dioxide in other nervous integration. The observations of Garesenko (19) and others should go far towards correcting this oversight for they observed serious impairment of physical and mental efficiency from simple deficiency of carbon dioxide and prompt recovery resulting from restoration of carbon dioxide. The stimulating effects of D.F.P., a powerful anticholinesterase, on mental activities « excessive dreaming, insomnia, restlessness, increased tension, nightmares, mental confusion, and visual hallucinations » as reported by Harvey (20) accord with the observations of Garesenko and give strong support to the neurohumoral concept of nervous function. They are in accord with our concept that simple accumulation of acetylcholine tends to activate widely differing structural and functional units of the nervous system and thereby evoke such miscellaneous activities as breathing, trotting, thinking, imagination and emotions.

NERVOUS DRIVE. — ITS COMPOSITE NATURE AND ITS HETEROGENEOUS SUMMATION

The anticholinesterase activity of acid is thus assumed to modify the effectiveness of synaptic drive thoughout the cholinergic system and it is in this connection that the composite nature of synaptic drive illustrated in

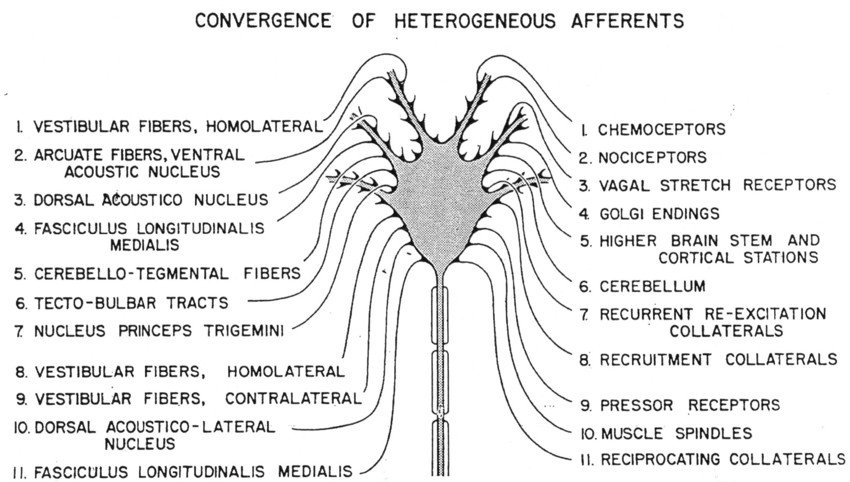


FIG. 10. — Convergence of heterogeneous afferents on Mauthner's cell of the Fish and on the respiratory reticular cell of the Mammal. For mechanism of implementation of heterogeneous nerve impulses into a purposive end effect see text.

Mauthner's cell of the fish and the reticular cell of the respiratory center in figure 10 assumes further interest.

In Mauthner's cell of the fish, e. g., there are approximately 10,000 terminal synapses which conceivably receive as many as 300,000 impulses per second. These impulses arriving at random intervals over 10 or more sets of afferents create synaptic negativities, regardless of their type or origin, presumably by liberation of acetylcholine. The overlapping of these negativities allows fusion of their effects into neurocellular current. The reticular cell of the respiratory center presents a similar convergence of heterogeneous stimuli and resolution into neurocellular current.

The effects of stimulation of such widely differing afferents as nociception, chemoception, and proprioception afferents (2, 3 and 4 of fig. 3), e. g.,

have been found to be additive. It is on the basis of fusion of synaptic negativities that we are able to account for summation of such heterogeneous stimuli.

Of extraordinary interest are the recent observations on summation of heterogeneous stimuli in animal behavior. In the words of Tinbergen, « The fact that the various sign stimuli, though usually qualitatively very different, do not differ in their effect on the motor response as a whole, and can replace each other quantitatively, means that their influence is, somewhere in the central nervous system, added in a purely quantitative way ». « The afferent impulses are collected into one single 'container', which acts in a purely quantitative way on the motor centre » (5).

We have indeed schematized the center as a container of acetylcholine the level of which is assumed to fluctuate with respective rates of liberation and hydrolysis of the neurohumor as suggested in figure 11. Thus a retarded

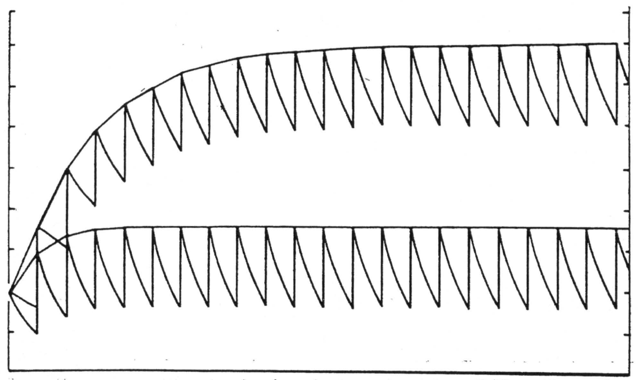


FIG. 11. — Acid potentiation of fonctional activity of a nerve cell subjected to uniform repetitive stimulation of its afferents. Retarded hydrolysis of acetylcholine resulting from the anticholinesterase activity of acid allows greater accumulation in the upper curve.

rate of hydrolysis leads to a higher level of acetylcholine in a uniformly stimulated nerve cell, as illustrated in the upper graph showing the effects of carbon dioxide.

We find the conclusions of Tinbergen in excellent agreement with our concepts of synaptic drive and a welcome support to the postulated role of paired half-centers in higher nervous integrations.

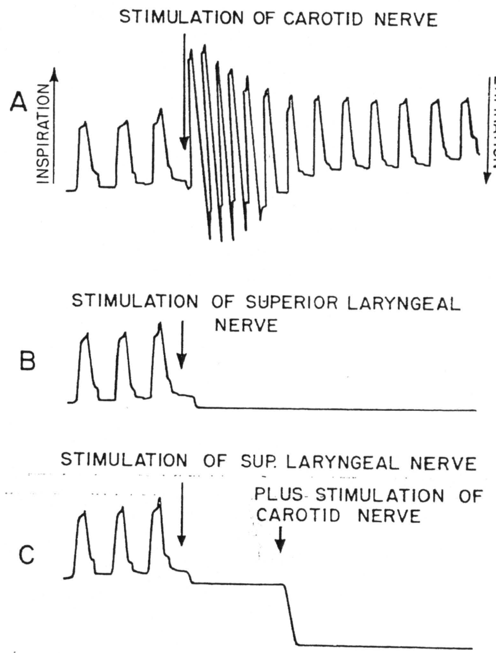
Summation of heterogeneous stimuli is undoubtedly in common use in nervous integration. Its operation is evidenced in everyday life. Consider the methods of the restaurateur as a single example. The skill with which he summates a host of heterogeneous stimuli — gustatory, olfactory, visual, auditory, linguo-tactile, etc... determines his success. His efforts are presumably directed to the half-center of pleasure which he instinctively recognizes as a summator of heteregeneous stimuli.

THE OPEN AND THE CLOSED MIND

The analogy which we wish to draw in this section rests on the premise that the higher intangible functions of the brain are manifestations of paired half-centers similar to those of breathing.

Alternating dominance of one phase over the other is the outstanding characteristic of the act of breathing. At one moment inspiration dominates

FIG. 12. — A comparison of the reflex response of the respiratory center and the open and the closed mind. The top frame (A) shows the normal dual excitatory action of the chemoceptor afferents on breathing; namely, increased depth of inspiration and of expiration. The middle frame (B) shows the usual sustained expiration resulting from stimulation of the superior laryngeal nerve. The lowest frame (C) shows the one-sided effects of stimulation of the chemoceptor afferents when added to stimulation of the superior laryngeal afferents; namely, strengthening of the prevailing expiratory contraction. The inspiratory effects of the carotid nerve noted in the upper frame are completely missing. The expiratory component, however, is added quantitatively.



expiration and at another moment expiration dominates inspiration. In other words the respiratory center sees but one side of the problem of breathing at a time.

This alternation of phase as previously outlined depends upon two factors, an even balance of inspiratory and expiratory drives and a reciprocating inhibition between half-centers which transfers dominance from one half-center to the other. But should the normal balance of breathing be upset experimentally in favor of inspiration or expiration, the respiratory center loses all sense of proportion. It is no longer able to see both sides of the problem of breathing. It sees only one side. It does indeed seem to conform with the principle laid down by psychologists that « one sees and hears that which meets with the immediate intention ».

This unusual situation in breathing is accentuated in a most astounding way by combining the effects of two functionally different nerves, the carotid and the superior laryngeal nerves (see fig. 12). Electrical stimulation of the carotid nerve increases depth of inspiration and of expiration as illustrated in figures 3 and 12 *A*. The superior laryngeal nerve carries sensory impulses giving rise to the cough reflex, and when stimulated electrically, produces a

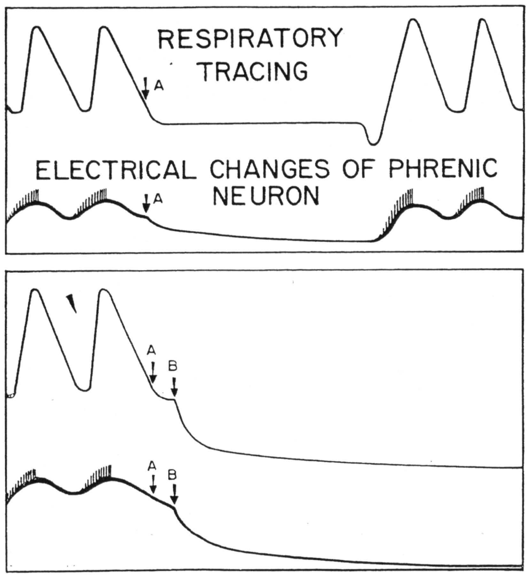


FIG. 13. — Experimentally recorded electrical states of phrenic nerve cells in theoretical relation to the open and to the closed state of mind. Stimulation of the superior laryngeal nerve in the upper frame strengthens expiration, increases reciprocal inhibition of inspiration, weakens the neurocellular current of the phrenic neurons and holds inspiration arrested. Added stimulation of the carotid nerve at B in the lower frame strengthens expiration still more, and increases reciprocal inhibition of inspiration and weakens phrenic neurocellular current proportionally. Thus a normaly dual excitatory nerve actually closes the « inspiratory mind » more tightly to prevailing inspiratory stimuli.

sustained expiration, such as recorded in figure 12 *B*. When stimulation of the carotid nerve, however, is added to an already existing stimulation of the superior laryngeal in 12 *C* it has but one effect, namely, a strengthening of the prevailing expiration initiated by the superior laryngeal nerve. The inspiratory effect of the carotid nerve is *completely missing!* Only the expiratory component of the carotid nerve seems utilizable. This was a startling finding and impressed me as decidedly significant. Although the lungs have just been emptied, and the body is in need of air, although the carotid nerve is a powerfully inspiratory nerve, precious air is nevertheless *pressed out* of the lungs when this dual excitatory nerve is stimulated.

We will forego a detailed explanation of this most significant phenomenon and show briefly the more pertinent electrical changes which occur in the phrenic neurons; first, when the superior laryngeal nerve is stimulated alone, and second, when stimulation of the carotid nerve is added to that of the superior laryngeal.

In the upper frame of figure 11 you will see that stimulation of the superior laryngeal nerve elicits a prolonged expiration and that it weakens the neurocellular current of the phrenic neurons, which presumably is the cause of their inhibition.

In the second frame, stimulation of the carotid nerve, added to that of the superior laryngeal, causes a decided intensification of expiration and a corresponding decrease in neurocellular current of the phrenic neurons. It is this extra weakening of neurocellular current which presumably allows the phrenic neurons to resist the powerful inspiratory component of the carotid nerve.

The *responsiveness* of the expiratory half-center to the expiratory component of the carotid nerve, (in the lower frame of figure 12), and the *irresponsiveness* of the reciprocally inhibited inspiratory half-center to the more powerful inspiratory component of the carotid nerve, would appear to have their counterpart in human psychology, for they display the earmarks of the *open* and of the *closed* mind. In the open mind, as in the expiratory center during expiratory imbalance, every stimulus would seem to whip up the immediate intention, namely, expiration. In the closed mind, as in the reciprocally inhibited inspiratory center during expiratory imbalance, the inspiratory center is closed more firmly by the intensified reciprocal inhibition and every stimulus would seem to be totally refused.

In a paper « On the Duality and Growth of Physical Science » Holton (21) comments on the mind. « The fitness of new knowledge, like the fitness of a species, is most convincingly demonstrated and most advantageously molded by vigorous contest. The situation outside the sciences is not so very different; predominant religious and social concepts have not developed quickly or conquered quietly. In order to change the direction of development in a field of learning, people's minds must be changed. Even in science this is a slow process, sometimes an impossible one. Max Planck said, with perhaps only a little too much bitterness about his own early struggles : « An important scientific innovation rarely makes its way by gradually winning over and converting its opponents : it rarely happens that Saul becomes Paul. What does happen is that its opponents gradually die out, and that the growing generation is familiarized with the ideas from the beginning ' ».

There is a question I should like to ask without appearing irreverent. It is in regard to the acceptance of the wrong parents by the newly hatched gosling and the acceptance of the wrong theory by the physicist. Is the irreversible imprinting of parenthood of the gosling described by Lorenz to be compared with the irreversible closure of the mind of the physicist described by Planck?

Perhaps Emerson had similar situations in mind when he wrote, « Our eyes are holden that we cannot see things that stare us in the face, until the hour arrives when the mind is ripened, then we behold them, and the time when we saw not, is like a dream, » Essay on Spiritual Laws.

REBOUND

Motor rebound is another manifestation of interaction between paired half-centers. It differs significantly from the open and closed mind in that it appears on *withdrawal* of vagal stimulation whereas the interaction of half-

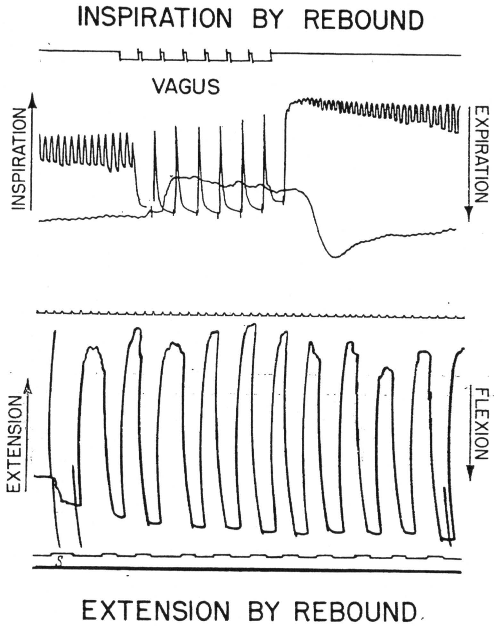


FIG. 14. — Examples of motor rebound. The upper frame shows inspiration by rebound on each withdrawal of vagal stimulation. Expiration gives way suddenly to inspiration on termination of stimulation. The lower frame shows extension by rebound on each withdrawal of stimulation of the foot nerve. Flexion gives way suddenly to extension on termination of stimulation.

centers in the so-called open and closed mind reveals itself on *addition* of stimulation of the carotid nerve to stimulation of the vagus nerve.

Repetitive stimulation of the vagus nerve in figure 14 *a*, e. g., produces a sustained expiration whereas simple withdrawal of this stimulation produces a powerful inspiratory rebound. A similar result is recorded by Sowton and Sherrington in figure 14 *b* where stimulation of the foot nerve causes a flexion of the leg and discontinuance of stimulation, a sudden extensor rebound.

Since motor rebound is obviously an after-effect of stimulation, the phe-

nomenon must be analyzed in separate stages. We must enquire into what happens during the period of stimulation and after the period of stimulation, and above all we must note how the various changes interact to produce the end result.

During the period of stimulation the dual excitatory vagus nerve dispatches impulses to the expiratory and to the inspiratory neurons. These impulses exercise a surprisingly large number of closely interrelated effects. They superactivate the expiratory neurons; they intensify reciprocal inhibition of the inspiratory neurons; they reduce the strength of inspiratory neurocellular currents and thereby increase their excitability. The impulses impinging on the reciprocally inhibited inspiratory neurons summate into a latent stimulation to be released on discontinuance of stimulation. These are the outstanding changes which set the stage for rebound.

Discontinuance of stimulation reverses the situation. It terminates the activity of the expiratory neurons, it withdraws an intensified reciprocal inhibition from the inspiratory neurons and by that process alone increases their neurocellular current. Furthermore it releases the latent stimulation of the inspiratory neurons. The heightened excitability of the inspiratory neurons augments the inspiratory response to increased neurocellular current and thus intensifies the inspiratory rebound still more. Rebound is obviously the result of interaction of several closely knit factors.

The observations of Alechsieff that the feelings of pleasantness and unpleasantness come in succession but never simultaneously suggest existence and interlocking of primordial half-centers of pleasure and displeasure and the possibility of interaction by rebound. Rebound is indeed defined by Webster as « A mental or emotional recoil following disappointment, frustration or the like ». This phenomenon reveals itself unmistakably in the dog on return of his master after a protracted absence. The joy experienced at the end of a painful hour at the dentist is greater than warranted by the immediate environment of the dental paraphernalia. The frantic joy of escape from a hazardous and trying adventure is described by Nansen in « The First Crossing of Greenland » (23).

Nansen and his party had been tossed about between hope and despair for eleven days and nights on a dangerously diminishing ice pack off the east coast of Greenland. On setting foot ashore Nansen describes his feelings as follows, « We were just like children, a bit of moss, a stalk of grass, to say nothing of a flower, drew out a rush of feeling ». And of the gnat, he has this to say, « I let them sit quietly and took pleasure in their attack as these dear creatures filled themselves full and red. » But later in the arduous trek across the land these « dear creatures » were to demonstrate their dual excitatory action.

PLEASURE AND DISPLEASURE

The dominating role which the primordial emotions of pleasure and displeasure play have been long recognized by psychologists. Nothing is more ingrained than the feelings of pleasure and displeasure, nothing more mysterious, nothing wrought with more good and bad, nothing more difficult to trace to its source.

Some hazy semblance of feeling, not a conscious one, but a physical attribute of matter capable of growing and acquiring feeling may have been present at the inception of life. Without some form of guidance, without an incipient yes or no to the environment evolution is difficult to envisage.

A nebulous sense of security and insecurity, that of entrance into or withdrawal from a new environment may have been the beginning of a later and more certain response to advantage and disadvantage. Later recognition of self and of good and bad conceivably took firmer root with the appearance of nervous structure.

« The ability to learn by rewards and punishments, or form conditioned responses, » as Hume points out, « depends on the interaction of two different factors, sensibility and intelligence. For learning to be possible an animal must be capable of experiencing pleasant and unpleasant feeling tone; in other words he must have sensibility. He must also be capable of forming associations between sign stimuli and simultaneously occurring feelings. In other words he must have intelligence » (unpublished).

The interplay of these great entities of sensibility and intelligence hold the secret of much of man's behavior. It was almost a hundred years ago that Spencer sounded a warning on the dangers of subservience of the intellect to the emotions. « Were it fully understood, » said he, « that emotions are the masters and intellect the servant it would seem that little can be done by improving the servant while the masters remain unimproved. Improving the servant does but give the masters more power of achieving their ends ».

This apparent flaw in the evolution of man, paradoxically a result of superior intelligence, becomes a factor of major significance.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

The innate behavior of man, as here analyzed, is based on the hypothesis that paired half-centers play an outstanding role in nervous integration and that behavior is largely a manifestation of the interplay of these working units.

Paired half-centers, as conceived in their simplest form, consist of two functionally antagonistic neurons, each subjected to inflowing streams of nerve impulses on the afferent side and to control of response to these impulses by reciprocating collaterals on the efferent side.

Existence of dichotomous afferents which carry nerve impulses to the antagonistic neurons, reciprocal inhibitory collaterals interlocking the antagonists, slowness of decay of synaptic negativities, electrical interactions between antagonists, etc. endow the paired half-centers with extraordinary potentialities of integration; namely, summation of heterogeneous nerve impulses, simultaneousness of summation establishing a dual synaptic drive, simultaneousness of decay of after-discharge of antagonists, polar function, reciprocal inhibition between antagonists and alternating response to steady synaptic drive, rebound, etc.

The varieties of stereotyped motor rhythms of the animal kingdom are regarded as specialized manifestations of paired motor half-centers structurally organized for the purpose.

It is proposed, on the basis of miscellaneous observations, that the structural organization of the motor paired half-centers constituted the framework of the later evolution of perception, feelings, and intelligence.

The number and variety of paired half-centers in the nervous system is thought to be related to the polarities of the universe, i. e., to the number of paired opposites in the environment to which living creatures were exposed in the course of their evolution.

It is tentatively postulated that intellect and feelings are manifestations of their respective half-centers, that intellect is an objective intuitive interpretation of nature imprinted on its half-centers in the course of millions of years of evolution and that feelings are the associated subjective interpretations.

Intuitive understanding of nature by miniature nervous systems of relatively few cells, displayed by the topographical sense of the bee and the accurate communication of this sense by language of its own invention (28) presages great possibilities for the sixteen billion nerve cells of man and the great creations of art, music, literature and science invested by nature in superior brains have exceeded all expectations. Nevertheless there is little evidence that knowledge and technology promise greater security, better living or less suffering.

The two great laws of evolution — survival of the fittest and exploitation of the weak — operative for a billion years or more have produced wondrous ways of living. Through the greatest permutation of all man is suddenly faced with the practical situation that he is too smart for his own good yet unable to escape the neurophysiological trap of his own setting.

If there are realistic suggestions to be gleaned from our tentative anaysis of innate behavior of man, I would say — Beware of the imperfections of the human brain, the imbalances of paired half-centers, the open and the closed mind, the demands of passion on a dangerously potent intellect, and the pitfalls of science!

A substitution of humaneness for cruelty, kindness to all living creatures in the broad sense of Plutarch must be the guiding principle if man is not to abuse his intellect and lose all that he has gained.

BIBLIOGRAPHY

1940. GESELL (R.). Ergebnisse der Physiologie, biologische Chemie und experimentellen Pharmakologie, vol. 43, p. 481-633.
1911. BROWN (T.). *Proc. roy. Soc. London*, vol. 84, p. 308.
1921. LOEWI (O.). *Arch. f. d. ges. Physiol.*, vol. 189, p. 239-242.
1936-1937. DALE (H. H.). *Harvey Lecture Series*, vol. 32, p. 229.
1951. TINBERGEN (N.). *The Study of Instinct*, Oxford University Press, Amen House, London E. G. 4.
1907. ALECHSIEFF (N.). *Philosophische Studien*, vol. 3, p. 156-271.
1948. OSGOOD (C. E.). *Journal of exp. Psychol.*, vol. 38, p. 150.
1937. DIXON (W. Mac). *The Human Situation*, Longmans Green et Co., New-York.
0000. RETZLAFF (E.). *Journal of Comparative Neurology* (In Press).
1929. COGHILL (G. E). *Anatomy and the Problem of Behavior*, Cambridge.
1941. WEISS (P.). *Proc. Amer. Philos. Soc.*, vol. 84, p. 53-64.
1952. GESELL (A.). *Infant Development.* Harper and Brothers Publishers, New-York.
1911. SHERRINGTON (C.). *The Integrative Action of the Nervous System.* New Haven Yale University Press.
1942. GESELL (R.) BRASSFIELD (C. R.) et HAMILTON MARY. *American Journal of Physiology*, vol. 136, p. 604-608.
1945. GESELL (R.) et HANSEN (E. T.). *American Journal of Physiology*, vol. 144. p, 126-161.
1935. BACQ (Z. M.). *Ergebn. Physiol.*, vol. 37, p. 82-185.
1930. McDOWALL, (R. J. S.). *Journal of Physiology*, vol. 69, p. 9.
1932. FRAENKEL (G.). *Zeitschr. vergleich. Physiol.*, vol. 16, p. 394-462.
1953. ROEDER (K. D.). *Insect Physiology.* John Wiley and Sons Inc., New-York.
1944. GARESENKO (V. M.). *American Rev. of Soviet Medicine*, vol. 2, p. 119-125.
1947. HARVEY ( ). *Bulletin Johns Hopkins Hospital*, vol. 81, p. 257-266.
1953. HOLTON (G.). *American Scientist*, vol. 41, p. 89-99.
1952. LORENZ (K.). *King Solomon's Ring.* Thomas Y. Crowell Company, New-York.
1919. NANSEN (F.). *The First Crossing of Greenland*, Longmans Green and Co, London.
1932. ADRIAN (E. D.) et BUYTENDIK ( ). *Journal of Physiology*, vol. 71, p. 121-35.
1938. BARRON (D. H.) et MATTHEWS (B. H. C.). *Journal of Physiology*, vol. 92, p. 276-000.
1953. BREMER (F.). *Some Problems in Neurophysiology.* University of London, The Athlone Press.
1936. FESSARD (A.). *Physiologie Générale du Système Nerveux*, Hermann, Paris.
1950. VON FRISCH (K.). *Bees Their Vision, Chemical Senses, and Language*, Cornell University Press, Ithaca, New-York.
1955. GESELL (R.) BRASSFIELD (C. R.) et LILLIE (R.). *Journal Comp. Neurology.* (In Press).

XIII

ON THE ORGANIZATION OF MATERNAL BEHAVIOR AND THE PROBLEM OF INSTINCT

by

DANIEL S. LEHRMAN
(Rutgers University, Newark 2, N. J.)

THE PROBLEM

Under appropriate conditions, almost all species of birds and mammals show behavior patterns the function of which is to feed, care for, and otherwise foster the development of the young (Tinbergen, 1953). The purpose of the present paper is to discuss some aspects of the relationship between the physiological state of the animal and the organization of this maternal behavior.

The pituitary glands of most birds and mammals secrete the hormone *prolactin* (mammotropin, galactin, luteotrophin, etc...) at about the time when the eggs are incubated or the young are born (Riddle, 1937 ; Riddle and Bates, 1939 ; Turner, 1948). It has been shown that prolactin, injected into fowl which are laying eggs, will cause them to become broody and sit on the eggs (Riddle, Bates and Lahr, 1935). Injected into ring doves that have had breeding experience, it will cause them to feed squabs by regurgitating crop milk to them (Lehrman, 1954). Injected into rats, it stimulates the appearance of various elements of the maternal behavior pattern (Riddle, Lahr and Bates, 1935, 1942).

Such facts pose the question of how the hormone exerts this influence on the behavior patterns. Broadly speaking, attempts to explain hormonal effects on behavior may be classified as peripheral or central. By « peripheral » explanations I mean hypotheses that the hormones act primarily outside the central nervous system, on peripheral receptors (Nissen, 1929)

BIBLIOGRAPHY

1940. GESELL (R.). Ergebnisse der Physiologie, biologische Chemie und experimentellen Pharmakologie, vol. 43, p. 481-633.
1911. BROWN (T.). *Proc. roy. Soc. London*, vol. 84, p. 308.
1921. LOEWI (O.). *Arch. f. d. ges. Physiol.*, vol. 189, p. 239-242.
1936-1937. DALE (H. H.). *Harvey Lecture Series*, vol. 32, p. 229.
1951. TINBERGEN (N.). *The Study of Instinct*, Oxford University Press, Amen House, London E. G. 4.
1907. ALECHSIEFF (N.). *Philosophische Studien*, vol. 3, p. 156-271.
1948. OSGOOD (C. E.). *Journal of exp. Psychol.*, vol. 38, p. 150.
1937. DIXON (W. Mac). *The Human Situation*, Longmans Green et Co., New-York.
0000. RETZLAFF (E.). *Journal of Comparative Neurology* (In Press).
1929. COGHILL (G. E). *Anatomy and the Problem of Behavior*, Cambridge.
1941. WEISS (P.). *Proc. Amer. Philos. Soc.*, vol. 84, p. 53-64.
1952. GESELL (A.). *Infant Development*. Harper and Brothers Publishers, New-York.
1911. SHERRINGTON (C.). *The Integrative Action of the Nervous System*. New Haven Yale University Press.
1942. GESELL (R.) BRASSFIELD (C. R.) et HAMILTON MARY. *American Journal of Physiology*, vol. 136, p. 604-608.
1945. GESELL (R.) et HANSEN (E. T.). *American Journal of Physiology*, vol. 144. p, 126-161.
1935. BACQ (Z. M.). *Ergebn. Physiol.*, vol. 37, p. 82-185.
1930. McDOWALL, (R. J. S.). *Journal of Physiology*, vol. 69, p. 9.
1932. FRAENKEL (G.). *Zeitschr. vergleich. Physiol.*, vol. 16, p. 394-462.
1953. ROEDER (K. D.). *Insect Physiology*. John Wiley and Sons Inc., New-York.
1944. GARESENKO (V. M.). *American Rev. of Soviet Medicine*, vol. 2, p. 119-125.
1947. HARVEY ( ). *Bulletin Johns Hopkins Hospital*, vol. 81, p. 257-266.
1953. HOLTON (G.). *American Scientist*, vol. 41, p. 89-99.
1952. LORENZ (K.). *King Solomon's Ring*. Thomas Y. Crowell Company, New-York.
1919. NANSEN (F.). *The First Crossing of Greenland*, Longmans Green and Co, London.
1932. ADRIAN (E. D.) et BUYTENDIK ( ). *Journal of Physiology*, vol. 71, p. 121-35.
1938. BARRON (D. H.) et MATTHEWS (B. H. C.). *Journal of Physiology*, vol. 92, p. 276-000.
1953. BREMER (F.). *Some Problems in Neurophysiology*. University of London, The Athlone Press.
1936. FESSARD (A.). *Physiologie Générale du Système Nerveux*, Hermann, Paris.
1950. VON FRISCH (K.). *Bees Their Vision, Chemical Senses, and Language*, Cornell University Press, Ithaca, New-York.
1955. GESELL (R.) BRASSFIELD (C. R.) et LILLIE (R.). *Journal Comp. Neurology*. (In Press).

XIII

ON THE ORGANIZATION OF MATERNAL BEHAVIOR AND THE PROBLEM OF INSTINCT

by

DANIEL S. LEHRMAN

(Rutgers University, Newark 2, N. J.)

THE PROBLEM

Under appropriate conditions, almost all species of birds and mammals show behavior patterns the function of which is to feed, care for, and otherwise foster the development of the young (Tinbergen, 1953). The purpose of the present paper is to discuss some aspects of the relationship between the physiological state of the animal and the organization of this maternal behavior.

The pituitary glands of most birds and mammals secrete the hormone *prolactin* (mammotropin, galactin, luteotrophin, etc...) at about the time when the eggs are incubated or the young are born (Riddle, 1937 ; Riddle and Bates, 1939 ; Turner, 1948). It has been shown that prolactin, injected into fowl which are laying eggs, will cause them to become broody and sit on the eggs (Riddle, Bates and Lahr, 1935). Injected into ring doves that have had breeding experience, it will cause them to feed squabs by regurgitating crop milk to them (Lehrman, 1954). Injected into rats, it stimulates the appearance of various elements of the maternal behavior pattern (Riddle, Lahr and Bates, 1935, 1942).

Such facts pose the question of how the hormone exerts this influence on the behavior patterns. Broadly speaking, attempts to explain hormonal effects on behavior may be classified as peripheral or central. By « peripheral » explanations I mean hypotheses that the hormones act primarily outside the central nervous system, on peripheral receptors (Nissen, 1929)

or on structures used in the behavior pattern (Cf. Beach, 1948). By « central » explanations I mean hypotheses that the hormones act on central nervous mechanisms specific for the behavior pattern concerned (Lashley, 1938 ; Tinbergen, 1951). There are, of course, hypotheses that do not readily fall into this « peripheral » versus « central » classification, such as assumptions of general systemic effects (Liddell, 1926). In addition, it is possible to assume central nervous effects which do not imply that the hormone acts selectively on a particular central neural mechanism specific for the behavior, but rather on a more general state of sensitivity of the central nervous system (Beach, 1942).

Such differences in interpretation of hormonal effects actually have implications far beyond the specific physiological hypotheses. Attitudes toward such crucial questions as the nature of central neural organization and its relationship to behavior, the source and role of motivation, and the role of learning in the development of instinctive behavior will all influence and be reflected in the scientist's approach to the problem of hormonal control of behavior. Thus hypotheses about mechanisms of hormonal action often are related to conceptions of the organization of the behavior patterns themselves.

Knowledge of the physiological basis of maternal behavior in birds and mammals is in a rather primitive and undeveloped stage. The present discussion is aimed at formulating the problem in a way which takes advantage of as much relevant physiological and psychological data as possible. It will, at times, necessarily range rather far afield from maternal behavior as such, since many of the probably relevant principles have been elucidated in connection with other types of behavior.

THE ENVIRONMENT AND HORMONE SECRETION

The formulation of relationships between hormones and behavior has traditionally been concentrated on the effects of the *hormones* on the *behavior*, it being assumed that hormonal situations are prior conditions for the occurence of various behavior patterns, but that behavior analysis does not itself contribute to understanding of endocrine physiology.

There is, however, another important aspect of hormone-behavior relationships : hormone secretions may themselves be partly under the control of the nervous system, and may themselves be activated as part of, or as a consequence of, behavior al interactions between individual animals (Cf. Beach, 1948). Further, if the neural mechanisms underlying such secretion may be *conditioned*, then the analysis of the development of the behavior patterns should include the study of the ways in which the elicitation, timing, and organization of the hormone cycles become a part of such patterns. A first step is the analysis of relationships between the nervous system and hormone secretion.

Neural control of the pituitary gland.

The posterior lobe of the pituitary gland (neurohypophysis), which arises embryonically from the nervous system, is anatomically intimately connected with the hypothalamus (Harris, 1948 *a*, *b*; Bargmann, 1949 ; Bargmann and Hild, 1949). It has been shown that interruption of neural pathways between the hypothalamus and the neurohypophysis causes symptoms duplicating those caused by removal of the neurohypophysis (Fisher, Ingram and Ranson, 1935). In addition, direct stimulation of appropriate points in the hypothalamus causes secretion of posterior pituitary hormones, as indicated by uterine activity (Harris, 1947, 1948).

Relationships between hypothalamus and neurohypophysis are relevant to the problem of maternal care of young mammals, since posterior pituitary extracts cause a rise in milk pressure in the mammary glands, because of their stimulating effect on contractile tissue in the breast (Cross and van Dyke, 1953). Further, this effect of injecting pituitary extracts may be duplicated by electrical stimulation of the nerve pathway controlling the neurohypophysis (*ibid.*).

The anterior lobe of the hypophysis (adenohypophysis), which is the source of prolactin (Riddle, Bates and Dykshorn, 1932) and of the pituitary hormones which control the cyclic activities of the gonads (Evans, Meyer and Simpson, 1933), is much less richly supplied with nerve fibers than is the neurohypophysis (Harris, 1948), but there is a rich vascular supply which is in turn extensively innervated from the hypothalamus (Green and Harris, 1947). This may be the locus of a neurohumoral junction between the anterior hypophysis and the hypothalamus (Russell, 1950).

In any event, there is ample evidence that there is such a neurohumoral and/or neural junction between the hypothalamus and the adenohypophysis, although it is unlikely that this is the only source of anterior pituitary activation (Breckenridge and Keller, 1948). Disfunctions of the nervous system often involve disturbances in anterior lobe function (Globus, Goldfarb and Silver, 1947 ; Harris, 1948). Electrical stimulation of the hypothalamus elicits ovulation in rabbits, presumably by stimulating the release of gonadotropic hormone from the anterior pituitary (Harris, 1937 ; Markee, Sawyer and Hollinshead, 1946). In addition, the timing of ovulation in the cyclically-ovulating rat appears to be affected by neural influences on the pituitary (Sawyer, Everett and Markee, 1949 ; Everett, Sawyer and Markee, 1949 ; Everett and Sawyer, 1949 ; Sawyer, Markee and Everett, 1950). Further evidence of neural control of anterior pituitary functions may be found in the fact that hypothalamic lesions cause changes in the quantity and balance of the two gonadotropic factors (Dey, 1941, 1943 ; Brookhart, Dey and Ranson, 1941 ; Hillarp, 1949).

Reflex elicitation of hormone secretion.

The fact that neural control of the hypophysis is so well demonstrated leads one to expect that pituitary secretion might be stimulated reflexly, by stimuli arising within or outside the animal's body. There is ample evidence of this.

The female rabbit ovulates only after copulation, as a result of release of luteinizing hormone from its pituitary gland (Hammond and Marshall, 1925). The release of LH results from neural stimulation (Brooks, 1940) and can be reflexly caused by artificial mechanical stimulation of the vagina (Sawyer, 1949). A similar situation exists in some other mammals that do not ovulate cyclically (Enders, 1939; Pearson, 1944).

Huston and Nalbandov (1953) found that mechanical stimulation of the oviduct of fowl suppresses the secretion of luteinizing hormone by the bird's pituitary, a factor which is probably important in controlling the timing of egg-laying by preventing the release of a second egg from the ovary while the previous one is still in the oviduct.

Another example of gonadotropin secretion elicited by external stimuli is to be found in the light-induced maturation of the gonads of birds in the spring (Rowan, 1931; Bissonnette, 1936, 1937; Marshall, 1942; Farner, 1950). The timing of egg-laying during the day appears to depend upon light conditions (Philips and Warren, 1937; Schooley and Riddle, 1944).

Stimuli provided by other animals are known to cause secretion of pituitary gonadotropins in various species (Marshall, 1936, 1942). Ovulation can be stimulated in doves and pigeons by stimuli provided by the male (Craig, 1908; Collias, 1950). In some cases, this has been observed when *tactual* stimulation was experimentally excluded. Matthews (1939), for example, showed that ovulation could be induced in female pigeons by the display of males separated from the females by glass plates. Emlen and Lorenz (1942) observed that male valley quail would show sexual behavior when *other* males in their flock had been treated with male hormones, but the hormonal basis of this induction is obscure. Several writers have observed that sexual displays in various species of birds appear to have the function of synchronizing sexual cycles (Howard, 1920, 1929, 1935; Allen, 1934; Darling, 1938; Tinbergen, 1939; Roberts, 1940). Höhn (1947), however, reports that mallards court and copulate in the fall, without any ovulation or other apparent effect on the gonads.

More general environmental effects, such as those of weather conditions (Marshall, 1949) or of the stress imposed by cold (Mandl and Zuckerman, 1952) also appear to influence the secretion of pituitary gonadotropins.

The hormonal setting of maternal behavior appears likewise to be sensitive to exteroceptive stimulation. The epithelial lining of the crop of incubating pigeons and doves thickens under the influence of prolactin secreted by the bird' spituitary glands. The epithelial cells slough off and degenerate, forming the « crop milk » which fills the crop of the birds during the last few days of incubation and the period during which the young are fed by regurgitation (Riddle and Braucher, 1931; Riddle, Bates and Dykshorn, 1933; Beams and Meyer, 1931). Patel (1936) found that male pigeons removed from the vicinity of their breeding cages near the beginning of the incubation period fail to develop crop-milk, and that the crop epithelia of males removed from the breeding room later during incubation would regress. However, if the male pigeons were removed from the cage, but placed where they could see their mates sitting on the eggs, their crop glands would develop normally. Apparently stimuli, including visual and/or auditory stimuli, associated with the act of incubation are able to stimulate the secretion of prolactin by the pituitary gland.

Collias (1952) reports that broody hens can be kept broody far longer than the normal period by constantly supplying them with young chicks. Ramsay (1953) was able to induce hens to become broody by placing them with young chicks.

However, Patel (1936) reported that he could not prolong the period of crop-milk formation in pigeons by this technique. Such differences in mode of response of hormone secretion to environmental stimulation may be noted even in closely related species. Mourning doves, for example, which breed only in the spring, and ring doves, which breed all year round, do not respond in the same way to manipulations of day-length cycles in the laboratory (Cole, 1933).

Eayrs (1951 *b*) showed that light stimulation affects the secretion of lactogenic hormone by the rat pituitary.

In various mammals, stimuli provided by the young appear to be important for the establishment and maintenance of lactation. Stimulation of the nipples by suckling young maintains lactation in various mammals long past the normal period (Wiesner and Sheard, 1933; Selye, 1934; Selye and McKeown, 1934). The mechanical stimulation of the nipples appears reflexly to cause an increase of prolactin secretion by the pituitary gland (Meites and Turner, 1942), which in turn causes lactation (Meites and Turner, 1947 *a*) in the mammary gland of the rat, provided it has first been prepared by progesterone (Selye, 1940; Selye, Collip and Thomson, 1935).

In addition to the maintenance of secretion of pituitary lactogen, the actual ejection of milk from the filled mammary gland appears to be caused by reflex stimulation of the pituitary gland. Suckling causes reflex secretion of oxytocic substance from the posterior pituitary, which causes contraction of mammary gland tissues (Cross and Harris, 1952). It appears that milk ejection may be stimulated from the breasts of lactating women by stimuli arising from sexual intercourse (Harris and Pickles, 1953). (Copu-

lation in cows is often followed by increased uterine motility, which also is attributable to posterior pituitary oxytocic substance (Van Demark and Hays, 1952).

To sum up, the secretion of prolactin in pigeons, and the secretion of prolactin and of posterior pituitary substances by the hypophyses of mammals, appear, in common with gonadotropic substances, to be fostered partly by stimuli arising from other members of the species, — in this case, the eggs or young.

LEARNING, THE AUTONOMIC NERVOUS SYSTEM, AND HORMONE SECRETION

Descriptions of « instinctive » behavior patterns almost always are confined to the skeletal muscle components, since these are the most obvious and visible parts of the responses. However, the type of behavior we are discussing often appears highly motivated by tensions arising inside the animal's body. In fact, the motivated character of such behavior plays a large part in the genesis of theories in which the concept of « instinct » or « instinctive behavior » plays a central role (Lorenz, 1937 *a*, *b*). It is probably a mistake, when dealing with such behavior, to ignore the role of the autonomic nervous system. The importance of tensions in autonomically-controlled tissues in human emotional behavior, for example (Cannon, 1929, 1932; Bard, 1934, 1939), suggests that the possibility of visceral contributions to motivated « instinctive » behavior should be carefully considered. In this connection, we should also consider the possibility that such autonomic responses may be involved in the development of behavior patterns when the development includes one or another type of learning.

The conditioning of autonomic responses.

Again, when we speak of an animal « learning » to do something, we usually, without meaning to do so, think primarily of the learning of the easily-observed « voluntary » responses of skeletal muscles. However, it can be amply demonstrated that responses of visceral and other autonomically-controlled muscles, and glands, can be conditioned.

Perhaps the classic example of the conditioning of « involuntary », autonomic responses is Pavlov's (1928) conditioning of the parasympathetically-controlled salivation response of the dog. There are other examples, however.

The contraction of the pupil in response to increase in light intensity (pupillary light reflex) may be conditioned to occur, for example, in response to a buzzer (Cason, 1922; Hudgins, 1933). Constriction of the superficial blood vessels, occurring to an electric shock as the unconditioned stimulus, has been conditioned to occur in response to a spoken word as the conditioned stimulus (Roessler and Brogden, 1943).

Changes in the rate of heartbeart can be readily conditioned to occur to auditory or visual stimuli (Kosupkin and Olmsted, 1943; Gantt, 1942; Notterman, Schoenfeld and Bersh, 1952; Notterman, 1953). Changes in respiration can be conditioned (Garvey, 1933; Walker and Kellogg, 1939; Freedman, 1951), and changes in respiration sometimes accompany other types of conditioned responses (Gantt and Hoffmann, 1940; Kellogg and Spanovick, 1953). Changes in electrical resistance of the skin (« psychogalvanic response ») have been conditioned (Hovland, 1937; Grant and Schneider, 1949).

It is possible for autonomic reflexes to be differentially conditioned, so that sympathetic responses will occur to one conditioned stimulus, parasympathetic responses to another (Roessler and Brogden, 1943; Menzies, 1937; but Cf. Hunter and Hudgins, 1934).

The conditioning of glandular secretion.

The ease of conditioning of autonomic responses, and the close association between the pituitary gland and the hypothalamus, suggest the possibility of the conditioning of the glandular secretion itself. It has already been pointed out that the secretion of such glands as the salivary glands and the sweat glands may be conditioned. We are here concerned with the endocrine system, and particularly the pituitary gland.

The diuretic activity of the kidneys can be conditioned to occur in response to external stimuli (Bykov, 1938; Bykov and Alexejew-Berkmann, 1930). Balakshina (cited by Airapetyantz and Bykov, 1945) showed that this conditioned response involves both a neural connection between the kidney and the central nervous system and a humoral factor involving the pituitary gland. The denervated kidney could be conditioned to become active in response to external stimuli, but not if the pituitary gland was removed. This suggests that part of the process involves the conditioned release of a pituitary secretion. It is a commonplace observation that a lactating woman may feel a sharp increase in tension in the breasts as a response to the crying of her infant. This probably involves a conditioned secretion of oxytocin from the neurohypophysis (Newton and Newton, 1948, 1950; Campbell and Peterson, 1952).

Anterior pituitary secretions may also be conditioned to new external stimuli. Uyldert (1943 *b*) indicates that lactation may occur as a conditioned response to stimuli provided by the young in rats (see below). Ramsay (1953 and personal communication) indicates that brood patches, formed by pituitary prolactin, can be elicited by chicks much more readily in hens that have had breeding experience than in inexperienced birds.

Whitman (1919) showed that doves raised from eggs placed in the nest of foster-parents of another species and raised by the foster-parents would, when mature, mate more readily with birds of the foster-species than of their own species (see also Craig, 1913, 1914; Cushing, 1941). Here the learned response to the foster-species apparently includes activation of pituitary gonadotropins, since the courtship ceremony has the effect of stimulating ovulation.

THE ROLE OF LEARNING IN THE ORGANIZATION OF MATERNAL BEHAVIOR

Observation of maternal behavior may create in the observer such a sharp impression that the behavior is performed correctly the first time, that it becomes very easy to take it for granted that learning cannot play any role in its development. Such an impression may not be entirely justified, however. It should not be assumed that all learning involves the practice of what the human observer regards as « the behavior », or that learning necessarily requires stimuli that are also observed by the human observer.

Learning to respond to internal stimuli.

It is well known that stimuli arising from within the body are capable of becoming conditioned cues for the performance of learned behavior. Rats can learn to make different responses in the same external situation, depending upon differences in kind of motivation. The latter are presumably differences in internal stimulation (Thistlethwaite, 1951; Kendler, 1947; Kendler and Mencher, 1948; Leeper, 1935). In addition, it appears that, on a learned basis, qualitatively different responses can become associated with different intensities of the same internal stimulating condition (Meehl and MacCorquodale, 1948; Jenkins and Hanratty, 1949; Heron, 1949).

Airapetyantz and Bykov (1945) report that, in the dog, salivation can be conditioned to a particular temperature of the stomach. Skeletal motor responses, such as lifting of the paw in response to an electric shock, can also be conditioned to occur to one kind of stomach temperature change, and not to occur to a different temperature. The filling of the stomach with water can also act as a conditioned stimulus, under conditions precluding any change in water content of the tissues.

These experiments imply that changes in tension in various parts of the body which, as pointed out above, may occur as conditioned responses, may also provide conditioned *stimuli* for almost any kind of behavior. This suggests that we should be very cautious about concluding that behavior

originates fully-formed within the *central nervous system*, when all our observations tell us is that, at some particular time, the behavior appears to originate within the *animal*.

Learning and maternal behavior.

Lehrman (1954) reports that ring doves that have had breeding experience will, if injected with prolactin, approach and feed (by regurgitation of crop-milk) young squabs placed in artificial nests in their cages. Control birds not injected with prolactin will court and attack such squabs. On the other hand, birds that have not had breeding experience will not approach or regurgitate to squabs, even when injected with prolactin. Their sexual and aggressive behavior will be suppressed, because of the antigonad effect of prolactin (Bates, Riddle and Lahr, 1937). In addition, the observer gets the impression that they are under considerable tension. But the clearly observable restlessness does not appear to be related to any specific responses to the squabs, whereas in the birds with breeding experience, what appears to be the same kind of restlessness clearly arouses approaches to the squab. Lehrman also reports that anesthetization of the crop tends to prevent birds with breeding experience from approaching and attempting to feed the squabs, even when injected with prolactin. It is suggested that the hormone arouses a tension in the birds which the experienced birds have learned how to reduce, while the inexperienced birds have not. This tension appears to be identifiable with the engorgement of the crop with crop-milk, which occurs only under the influence of prolactin (Riddle and Bates, 1939). In any event, it is apparent that the experience of breeding has had an effect on the readiness of the animal to respond to the hormone by performing the feeding act. It had previously been demonstrated (Riddle and Burns, 1931) that regurgitation responses of ring doves, originally occurring to chemical stimulation of the crop, could readily be conditioned to external stimuli.

The laboratory-bred Norway rat exhibits a maternal behavior pattern the dominant elements in which are the building of a nest of strips and pieces of paper piled in a corner of the cage, the retrieving of the young to this nest, and the suckling of the young. This behavior occurs in effective form in primiparous animals (Wiesner and Sheard, 1933; Beach, 1937). As pointed out above, however, the fact that a behavior pattern occurs effectively the first time the animal is in the biologically-appropriate situation does not necessarily indicate that learning has played no role in its genesis. Riess (1950) reports that rats raised from birth without access to any objects that might be carried, such as food pellets, feces, etc., failed to build nests before or during pregnancy. Birch (1955) raised female rats from infancy with rubber collars around their necks which prevented them from licking or sniffing at their bodies. These rats had no opportunity to perform the genital licking which is so striking a part of the behavior of the pregnant rat. The collars

were kept on all during pregnancy, being removed just before parturition. The experimental females, with two exceptions, all ate their young.

Apparently the practice in carrying food, feces, etc., in Riess' experiment, is in some way equivalent to practice in carrying nesting material. In Birch's experiment, experience with the pregnant rat's own genitalia is equivalent to experience with newborn pups. The rats must *learn* that something which smells and tastes like their genitalia must be licked, not bitten.

Many human observers quite understandably failed to note the possibility of such equivalences in the development of this behavior. These observations suggest that we ought to be very cautious about concluding that any behavior pattern is « innate » because the animal does not appear to practice it. The human observer's perception of what the animal is practicing or not practicing may often be altered by his understanding of the functional relationships of the various behavior patterns, which may not correspond at all with anything in the rat's organization. For example, the human observer sees the rat carrying nesting material, and does not relate this to his previous observation of the rat carrying food. But it appears now that these two behaviors are not as different for the rat as they may be for the scientist (Schneirla, 1950).

Uyldert (1943) allowed one group of rats to bear and suckle a brood of young. Another group of rats was allowed to bear the young, but not to suckle them. Later, both groups of rats were treated with progesterone and given newborn pups to suckle. The rats that had had experience of suckling lactated and raised the pups successfully, while those that had merely borne young without suckling them did not respond to the suckling foster-young by lactating. This experiment suggests that the presumably prolactin-induced lactation can occur as a conditioned response (Grachev, 1952).

Other aspects of the maternal behavior may be affected by learning in ways that are even less obvious. For example, the pregnant rat always builds her nest in a corner — a fact which may undoubtedly be related to the wall-following tendency which is so striking a part of this animal's behavior. Patrick and Laughlin (1934) showed that this tendency is at least partly learned, since it was lacking in animals raised in environments without opaque walls.

Beach (1937) showed that cortical lesions interfered with the efficiency of various aspects of the maternal behavior of the rat. He also reported (Beach, 1938) that animals with cortex removed during infancy were superior in performance to those with the same amount of cortical tissue removed in adulthood. This suggests that the removal of cortex in the adult interferes with learned patterns which did not yet exist in the infants. Although the animals operated on in infancy developed maternal behavior superior to those operated on in adulthood, they did not reach the level of intact animals. This is in accord with the general findings of Lashley (1929) on the effects of cortical lesions on learning, retention and relearning. (Beach, 1947 *a*, *b*)

in his extensive review of mammalian sexual behavior, shows that psychological evidence on the importance of learning in the development of sexual behavior is paralleled by physiological evidence on the importance of the cerebral cortex).

THE MODE OF ACTION OF HORMONES ON BEHAVIOR

The problem of central nervous effects.

Can the behavioral effects of hormones be attributed primarily to their effects on central nervous centers relatively specific for the behavior pattern?

There are two aspects of this problem, which are sometimes not clearly differentiated in discussions. The first problem is that of the *development* of neural patterns; the second is that of the mechanisms of recurring changes in behavior, such as those associated with the reproductive cycle. Male and female rats differ with respect to the speed and efficiency of performance of various responses at a very early age — on the order of 15 days (Eayrs, 1951 *a*). The brains of immature male and female rats are chemically different, and male hormone induces in the immature female brain chemical changes in the direction of male characteristics (Weil, 1943, 1944; Eayrs, 1952, 1953). Eayrs (1951 *a*) tested normal and gonadotropin-injected rats for the development of body righting and air righting responses. These responses developed earlier in the males than in the females, but gonadotropin-injected animals did not differ from controls, even though the hormone clearly caused gonadal activity. The evidence for differentiation of behavior patterns by hormonal effects on neural structures is, in this case, quite tenuous.

Kollros (1942, 1943) showed that the lid-closure reflex of the tadpole could be made to mature earlier than normally by implantation of thyroxin pellets locally in the neighborhood of the reflex center in the brain. The thyroxin acts by accelerating the metamorphosis of structures in the vicinity of the implant (Kaltenbach, 1953). Weiss and Rossetti (1951) showed that different types of central neurones may respond oppositely to thyroxin implants.

It is clear that various hormones have effects on the ontogenetic development of nerve tissue, and on its patterning. These effects, however, are non-reversible growth changes. I do not think that such data demonstrate that cyclic changes in behavior are caused by hormonal effects on nervous centers. As pointed out by Beach (1952), we know very little indeed about the neural mechanisms underlying the type of behavior we are discussing. Assumptions that behavior patterns are organized and originated in neural « centers » (Tinbergen, 1948) usually rest largely on the drawing of analogies from behavioral observations which are assumed to be relevant to neural organization. In view of our actual ignorance of the neural organization

involved, assumptions that the hormones must act on specific brain centers must be regarded as *a priori* statements.

I know of only one experiment which purports to be a direct demonstration that a hormone acts specifically on a part of the brain to produce a cyclically-occurring behavior pattern. Kent and Liberman (1949) found that progesterone administered, following estrone priming, to ovariectomized female golden hamsters caused sexual behavior much more quickly if injected into the lateral brain ventricle than if injected into the body wall. While this appears to be a very striking demonstration, it is questionable whether the controls are adequate. Rosenblatt and Warren (personal communication) have repeated Kent and Liberman's experiment, with two additional experimental groups : one injected intravenously, and one intraperitoneally. They confirmed Kent and Liberman's results, but found that the animals injected intravenously responded more quickly than those injected into either the brain or the body wall. This suggests that Kent and Liberman's results may be interpreted in terms of the relative rates at which the hormone enters the circulatory system from the two sites of injection, and therefore the speed with which it becomes available to many different organs, rather than in terms of a specific effect on the brain.

Non-neural effects on behavior.

With the exception of the cases mentioned above, and a very few others, the conclusion that a hormone affects behavior through its effect on central nervous tissue usually is arrived at by elimination : that is, the researcher concludes that the hormone must affect the central nervous system because an experiment has eliminated some specific other possibility. While it is of course possible, and even probable, that such effects occur, it appears most unwise to conclude that activation of « nerve *centers* » is the crucial or central event that intervenes between hormone injection and behavioral response, without the most careful consideration of other alternatives.

Sex hormone injection leads to changes in the social dominance status of female chimpanzees (Birch and Clark, 1946). Although there is no immediately obvious peripheral cause of such dominance status, it has been shown (Clark and Birch, 1946; Birch and Clark, 1950) that the female hormones cause increase in dominance status because of their effect in engorging the genital and perianal « sex skin », which is presumably a source of deep stimulation and consequent activity (Yerkes, 1943; Allen, Diddle, Burford and Elder, 1936). Birch and Clark also showed that estrogen has an effect elsewhere than on the sex skin, which results in a *lowering* of dominance status. They assume that this effect is on the nervous system, but, as they point out, this is not demonstrated.

Beach and his co-workers have shown that papillae in the skin of the penis of the rat, the development of which is controlled by androgenic hormones, are partly responsible for the correlation between amount of hormone injected and amount of mating behavior, in castrated animals (Beach, 1951 *b*; Beach and Holz-Tucker, 1949; Beach and Levinson, 1950). It should be pointed out that this peripheral effect on the penis will probably not account entirely for the effect of sex hormones on the behavior of rats (Beach, 1942; Kaufman, 1953).

Richter (1937) showed that hypophysectomy causes an increase in nest-building behavior in the rat. He interprets this as due to the degeneration of the rat's thyroid gland following hypophysectomy, since the increase in nest-building could be caused in non-hypophysectomized rats by thyroidectomy, and prevented in hypophysectomized rats by thyroxin injection. This suggests that the hormonal effect on nest-building is related to the need to keep up the body temperature. This conclusion is supported by Kinder's (1927) observations that the rate of nest-building was inversely proportional to the environmental temperature, and that appropriate temperature conditions could elicit or prevent nest-building in most rats regardless of hormonal state, pregnancy merely lowering the threshold.

Richter (1939, 1943) showed that adrenalectomy, which greatly increases the rat's need for salt, also increases the rat's ability to select very low concentrations of salt solution in preference to salt-free water (Bare, 1949). Richter believed that this was because of the direct effect of the adrenalectomy on the peripheral threshold for taste sensitivity, due to the taste buds being depleted of salt, and therefore more sensitive to it. However, Pfaffman and Bare (1950), on the basis of direct measurement of action potentials in the lingual nerve while salt solution was dropped on the animal's tongue, have shown that the peripheral thresholds are unchanged by adrenalectomy. In addition, Harriman and MacLeod (1953) have shown that intact rats, trained to discriminate between two concentrations of salt solution by an appropriate distribution of rewards and punishments, can learn discriminations just as fine as those shown by adrenalectomized rats. This suggests that adrenalectomy affects salt threshold through the increased need for salt, and the consequent greater rewarding value of salt in the water (Finan, 1940), rather than by a direct action on the recepters (Pfaffman, 1942, 1952).

These conclusions about the way adrenalectomy affects preferences for salt are similar to those reached by Harris, Clay, Hargreaves and Ward (1933) and by Scott and Verney (1947), to explain the preference of vitamin B-deprived rats for vitamin B-enriched foods. They appear to learn to choose the appropriate food on the basis of its effect, rather than to become directly sensitive to it on the basis of the deprivation, as earlier assumed by Richter (1931).

Experiments with *human* subjects are revealing, since these subjects can be *instructed* to choose the stronger of two concentrations, and we will therefore not confuse choices indicating *ability* to discriminate with those indicating *need* to discriminate — a confusion that is not easy to eliminate in animal experiments. Meyer (1952) showed that deprivation of glucose

over relatively long periods does not have any effect on the threshold of gustatory sensitivity to glucose in human subjects.

Micturition behavior in dogs is sexually differentiated. Adult females squat to urinate; adult males raise one leg (Berg, 1944). Males castrated in infancy do *not* raise their legs to urinate, but will do so if injected with male hormones. Female puppies and spayed female dogs also show the male micturition pattern if injected with male hormone (Martins and Valle, 1948).

If it could be shown that this effect of male hormone was not mediated by the bladder or excretory organs, most of us would probably be strongly inclined to conclude that it acted on a central mechanism specific for micturition. Freud and Uyldert (1948 *a*), however, showed that local anesthetization of the olfactory epithelium caused the disappearance of the male micturition pattern and appearance of the female pattern. When the anesthesia wore off, the male pattern reappeared. It appears that the hormone acts, not by activating or sensitizing a motor center, but by changing the pattern of afferent inflow. It had previously been suggested by Elsberg, Brewer and Levy (1935) that changes in olfactory acuity characterize different stages of the human menstrual cycle, and that these changes are hormonally determined (Cf. also Le Magnen, 1953).

Lehrman (1954) showed that the action of prolactin in causing ring doves to feed squabs by regurgitation depended upon the hormone's ability to cause engorgement of the crop gland with crop milk, and to suppress gonadal activity (Bates, Riddle and Lahr, 1937). The engorged crop is a « drive stimulus » (Richter, 1927; Hull, 1943) which causes the bird to perform the previously-learned regurgitation to the squabs (see above).

The observation of Herren and Haterius (1931) that the central reflex time for the Achilles tendon reflex is different at different times in the estrus cycle is sometimes cited as evidence that the sex hormones affected the central nervous system. Certainly the central nervous system has different characteristics at estrus than at diestrus, as indicated by these observations. However, abdominal sympathectomy eliminated these differences (Herren and Haterius, 1932), indicating that they may depend upon the substantial changes in water content of the uterus and other tissues of the genital tract caused by estrogen (Astwood, 1938; Zuckerman, Palmer and Bourne, 1939). Here again, as in the case of the micturition pattern, a hormonally-induced change in central organization affecting a behavior pattern actually is a consequence of change in afferent inflow from some part of the body which does not *a priori* seem to be relevant to the pattern under study.

The variety and subtlety of hormonal effects which may be relevant to behavior changes suggest that, in the present state of our knowledge, the assumption that hormones generally affect behavior by activating pre-organized central mechanisms or by interaction with nervous tissue (Riddle, 1935) is a gross over-simplification of the actual situation.

A HYPOTHETICAL ACCOUNT OF MATERNAL BEHAVIOR IN TWO ANIMALS

Against this background, it should now be possible to give a fairly extensive account of the maternal behavior cycle in the ring dove and the rat. Part of this account will be hypothetical, part based on experimental work. I shall try to indicate which points are still only hypotheses.

The ring dove.

The ring dove, like most other birds, develops an incubation patch at about the time the nest is being built and the eggs laid (Tucker, 1943). This consists of an area of skin, usually coinciding with the ventral apterium, which becomes vascular, defeathered, and edematous. It is the area which the bird presses against the eggs.

Bailey (1952) showed that the incubation patch develops under the influence of estrogenic hormone, which causes vascularization, followed by prolactin, which causes defeatherization and edema. It also appears that, in the sparrows which Bailey used for his experiments, estrogen administration induces the pituitary gland to secrete prolactin.

Riddle and Lahr (1944) report that various steroid hormones, including progesterone, induce ring doves to sit on eggs provided for the purpose. The birds that sat thus on the eggs were able to feed squabs which were provided after 14 days (the incubation period of the ring dove). Since it had previously been demonstrated that prolactin will cause egg-laying hens to become broody (Riddle, Bates and Lahr, 1935), Riddle and Lahr concluded that the steroids had caused the ring doves to sit on the eggs by inducing prolactin secretion from the birds' pituitary glands. However, Meites and Turner (1947) have since reported that sex hormones do not induce prolactin secretion in pigeons. In addition, Collias (1946) reports that a *hypophysectomized* male pigeon was induced to sit on eggs by estrogen injection.

The interpretation of Riddle and Lahr's experiment is quite difficult, since they tested their birds in pairs, and it is not possible to determine the role that was played by inter-individual stimulating effects. It may be, for example, that some of the hormones caused sexual behavior which, in turn, led to the development of incubation behavior. (Recall Matthews (1939) demonstration of the induction of ovulation by the sight of the male.) This suspicion is strengthened by the fact that, in a few *isolated* birds tested by Riddle and Lahr, the hormones were much less effective in inducing incu-

bation behavior than in the paired birds. Also, the fact that Bailey did not test the effect of progesterone (which Riddle and Lahr found to be the most effective in inducing incubation), on the brood patch, adds an additional difficulty.

Pending a thorough study of this problem, I should like to suggest tentatively that the effect of sex hormones in causing vascularization of the ventral apterium may be a critical factor in initiating incubation behavior. The birds are already spending some time in the nest, as part of the courtship pattern (which includes some nest-building activity) when the eggs are laid. It may be that the vascularized brood patch is a source of irritation which is reduced by the cool, smooth surface of the eggs, and that this relationship is the basis for the birds' learning to sit on the eggs regularly. This implies that the initial contact with the eggs is fortuitous, in the sense that it is not organized by any pre-existent « brooding instinct », but occurs as a result of the eggs being laid at a place which the birds are visiting as part of a behavior pattern in which the eggs are not yet in any way represented in the birds' actions or motives.

After the birds have been sitting for about six days, the crop epithelium begins to proliferate, eventually becoming engorged with crop-milk consisting of desquamated epithelial cells (Beams and Meyer, 1931). The development of the crop epithelium is a reliable indication that prolactin is being secreted by the bird's pituitary gland (Schooley, Riddle and Bates, 1937). The prolactin presumably also completes the defeatherization of the brood patch, and causes it to become edematous, increasing the need for heat dissipation, and consequently strengthening the birds' attachment to the eggs (and nest). This hormone also suppresses gonadal activity (Bates, Lahr and Riddle, 1935; Bates, Riddle and Lahr, 1937).

It will be recalled that Patel (1936) demonstrated that prolactin secretion may be elicited by the sight of the mate sitting on eggs. It is possible that this is a conditioned response, and that the prolactin is originally secreted in response to changes in tension in the brood patch, caused by the heat exchanges between brood patch and eggs.

I suggest that the increased vascularity of and tension in the crop wall, together with the engorgement of the crop by crop-milk, makes the crop especially sensitive to emetic stimulation (Lehrman, 1954). It is known that pigeons and doves will regurgitate irritating substances introduced into the crop (Hanzlik, 1929; Riddle and Burns, 1931). The increased irritability of the crop at this time is suggested by the fact that swallowing movements reminiscent of those made by a person fighting off an impulse to vomit, and which frequently precede regurgitation-feeding in doves, are made after eating much more often by birds at this time than during phases of the breeding cycle when the crop is quiescent (personal observations).

By the time the eggs hatch, then, two features of the parent birds' behavior and physiology have become very important: first, they are now maximally attached to the nest, as a result of the repeated reductions of tension

in the brood patch which they have experienced during the incubation period; second, the crop is now very sensitive to emetic stimulation.

After the squabs hatch, the parent continues to sit on the nest. When the squab moves, the parent may be seen to look down, and preen the area against which the squab's head moved. The preening itself often arouses signs of emetic stimulation. Several such episodes may occur without any regurgitation, with the parent bird gradually beginning to peck at the bill of the squab, which is moving against the parent's breast, over the crop. One gets the impression that the parent is preening and gently pecking indiscriminately at its own breast and at the squab's head, which is moved frequently in response to the stimulation offered by the preening bill of the parent. The first regurgitation occurs during such an episode, when the squab's head, which is thrust toward any source of tactual stimulation, gets into the throat of the parent, which may still be pecking at its own breast and the squab's head.

Up to the time of the first regurgitation, the tension in the crop, and the consequent state of activity, are not in any way related to the stimulus-characteristics of the squab. We may recall that birds that have not bred, when injected with prolactin, so that their crops are engorged, do not go toward squabs to regurgitate to them. It appears that they must already be sitting on the squab for reasons arising in another behavioral situation (i. e. incubation), in order for the squab to provide stimulation leading to regurgitation-feeding. Once the regurgitation has taken place, however, subsequent feeding episodes are more and more organized as behavior patterns leading up to the act of regurgitation. The head movements leading up to the feeding act, and the approach of the parent to the nest, become integrated into an organized motor pattern probably on the basis of selective learning (Maier and Schneirla, 1942). Thus, in a bird with breeding experience, crop-engorgement caused by prolactin injection is reduced by the learned pattern of approaching the nest, pecking at the squab's bill, and regurgitating to the squab.

The domesticated rat.

The principal components of maternal behavior in the rat are nest-building, retrieving, and suckling, all of which are performed in a functionally adequate form by primiparous rats (Beach, 1937).

As previously pointed out, Riess showed that practice in carrying food, feces, etc..., is probably functionally equivalent, for the development of nest-building behavior, to practice in carrying nesting material. However, the mere demonstration that the act of carrying the nesting material is to some extent learned in a non-nest-building context does not explain why the nest is built when and where it is. Many other elements must combine to make up the nest-builting pattern. I suggest that the carrying and piling of nest-materials may be related to the rat's habit of hoarding food. Marx

(1950) has presented a very convincing analysis of the development of hoarding as a learned integration of several components, some of them in turn also learned. The observations of Patrick and Laughlin (1934), already cited, provide some explanation for the rat's choice of a corner of the cage for the nest-site. The problem remains, why does the rat hoard nesting material, and thus build a nest, specifically when it is pregnant?

The observations of Richter (1937) on the role of thyroid hormone in nest-building behavior, and those of Kinder (1927) on the role of environmental temperature, both already described, suggest that the nest-building behavior develops in connection with the rat's need to conserve heat. The mammary glands of rats cover much of the ventral surface of the body. The changes in vascularity and fat content of the glands, which are brought about by progesterone during pregnancy (Turner, 1948), represent very substantial alterations in the production and exchange of heat in the ventral surface and between the surface and the outer environment. We need much more exact physiological data on these matters than we now have, but it is clear that there is a considerable increase in heat loss from the ventral surface during pregnancy, which provides the setting for the accumulation of nesting material as a means of reducing heat loss (Cf. Lashley, 1949). It is known from the work of Herter (1951) and his students, particularly Herter and Sgonina (1938) and Wolburg (1952), that variations in temperature preferences among rodents are related to variations in hair density and other aspects of the histology of the ventral skin, such as are associated with pregnancy (note the habit of some mammals of pulling out the hair on the mammary glands late in pregnancy (Cooper, 1942; Tietz, 1933).

Licking of the genital region and the ventral part of the body is a most prominant part of the behavior of the pregnant rat. This licking is probably based on the pregnant rat's increased need and appetite for salts, particularly potassium salts (Heppel and Schmidt, 1938), and on the increased irritability of the genital tissues during pregnancy. Birch's demonstration that rats prevented from genital licking during pregnancy will eat their young instead of retrieving them shows, again, the importance for the emergence of instinctive behavior of learning in apparently irrelevant contexts. This learning is based on the pregnant animal's experience with her own body. Further analysis of exactly what aspects of her body, and of the young, the mother responds to is needed; the fact that a rat which licks and retrieves her pups will eat the placenta (Munn, 1950) should warn us against oversimplified assumptions about what is learned. However, it is plain that the experience of the rat during pregnancy greatly increases the probability that she will retrieve the young, rather than eat them.

Some small mammals will accept young of other species (Kahmann and von Frisch, 1952; Meyer and Meyer, 1944). Beach (1951 *a*) notes that some rats will accept and retrieve a variety of animals, while others will accurately select their own offspring, presumably on an olfactory basis. The study of individual differences in such behavior should be illuminating. It has been

nown, for example (Tryon 1929, 1940; Krechevsky, 1933; Searle, 1949) that strains of rats may differ with respect to the dominance of different sensory modalities in their adjustment to what a human observer regards as the same learning situation for all of them. There may be differences among rats with respect to what they learn from the genital licking which they all have in common. Beach (1951) reports that olfaction, vision and tactual sensitivity all appear to play a role, but he did not study individual differences.

The parturient rat huddles her newborn young under her body, usually pushing them posteriorly along her ventral surface. Among Birch's rats prevented from genital licking during pregnancy were two which did not immediately eat the newborn pups. These pups died very shortly, however, since they accumulated *anteriorly* under the mother's body, and therefore did not suckle adequately. The huddling of the mother may arise from the previous behavior of lying on the nest, with the added factor that tactual stimulation by the young increases the mother's tendency to press against them. Birch's observation just cited suggests that the mother rat's responsiveness to tactual stimulation of her posterior ventral surface depends not only upon the hormonally induced engorgement of the mammary glands but also upon the mother's experience with the licking and preening of her body. Note here that chimpanzees prevented from using their arms and hands in early life show very restricted responsiveness to stimulation of the body surface, and fail to develop the normal chimpanzee's charactersitic ability to localize attention to the body surface in accordance with the locus of tactual stimulation (Nissen, Chow and Semmes, 1951).

The mammary glands of the parturient rat are elaborated and filled with colostrum (Freud and Uyldert, 1948 *b*), but lactation apparently begins only when the nipples are stimulated by the suckling young (see above). I suggest that the first suckling is fortuitous, so far as the mother's behavior is concerned. That is, there is no pre-representation of the fact that the young can reduce the tension in the mammary glands. We may recall Uyldert's report that lactation and suckling become established as a *conditioned* response to the young. Much more data are needed here, since Uyldert's experiment does not show whether the conditioned response is the mother's approach to the young which makes suckling possible, or the lactation itself, or some combination of the two.

MATERNAL BEHAVIOR AND MATERNAL « INSTINCT »

It will be apparent that the approach to problems of behavior which is exemplified by the present discussion is different in its emphasis from that of an instinct theory such as is exemplified by the ideas of Konrad Lorenz and Niko Tinbergen and their associates. The work of Lorenz and Tinbergen

has proved unusually stimulating to a wide circle of scientific workers and amateurs interested in animal behavior, and it is nowadays hardly possible to discuss the problems of instinctive behavior without consideration of their views. In such a rapidly developing science as ours, it is not always safe to try to find a sharp characterization of the ideas of a man or of a school. However, I think that several main theoretical views have been quite stable in the approach of the modern instinct-theorists, and I propose to discuss these.

FIRST, instinct-theory consistently conceives of an innate core of behavior which can be perceived in the behavior of the adult animal, and which can be separated from learned, or acquired elements of behavior, which can also be perceived in the behavior of the adult animal. Thus, Lorenz (1935, 1937, 1950) and Tinbergen (1951) consistently speak of behavior patterns and of responsiveness to stimuli as being « innate », « inherited », « belonging to the hereditary constitution of the animal », etc... Tinbergen says that « innate behavior » must be studied first, before it is fruitful to analyze learning.

SECOND, instinct-theory conceives of a central core of behavior, in which part of the behavior is formed independently of the periphery, and to which reflexes are added to round out, as it were, the detail of the behavior which is essentially centrally preformed. Lorenz (1950) speaks of the form of instinctive acts as being « to a high degree independent from external stimulation ». Lorenz's distinction between instinct and taxis depends partly upon the assumption that the instinctive act is fully formed centrally, external stimuli only *releasing* it, while the taxis is continuously oriented to the external stimulus (Lorenz and Tinbergen, 1938).

THIRD, instinct-theory characteristically conceives of *motivation* as arising from the accumulation of central neural energy specific for the instinctive act. Lorenz (1950) states : « some sort of energy, specific to one definite activity, is stored up while this activity remains quiescent, and is consumed in its discharge. » The storing-up of the energy, according to Lorenz, also has the consequence of arousing activity which continues until the animal comes into a situation in which there are stimuli which will release the instinctive act, or until so much energy is stored up that it spontaneously breaks through the inhibiting barriers. To Lorenz, the accumulation of this kind of reaction-specific energy is at the core of *all* motivated behavior.

Innateness and learning.

Lorenz points out that such early behaviorists as Watson (1913) failed to consider what the animal was like to start with, and were likely to fall into the easy assumption that all behavior is learned. Lorenz is certainly correct in pointing out that the physiological characteristics of animals are relevant to the kind of behavior they will develop. But this is not to say that the behavior is already contained in, or given by, the structure of the

animal. The characteristic assumption of instinct theorists that some elements of the observed behavior are innate as such, while other observed elements are learned as such, is just as likely to lead us astray as is the naive assumption that everything is learned.

The quality of Lorenz's approach to this problem is best given by his statements (1937) that « innate instinctive elements and individually-acquired elements immediately follow each other, within a functionally unitary chain of acts », and that « the chain of innate acts has a gap, in which, instead of an instinctive act, there is a ' capacity to acquire ' ». But ability to learn, as seen in the adult animal, does not spring full-blown from nowhere, and it does not correspond, as Lorenz sometimes seems to assume, to a specific characteristic of innate neural organization. It has been amply demonstrated that early sensory experiences affect the ability of animals to perceive the characteristics of learning situations in later life (Hebb, 1949, 1953 ; v Senden, 1932 ; Riesen, 1947, 1950). Aside from the development of sensory organization in general, it has been shown that the ability of rats to learn in various situations depends in part upon whether their previous experience has led to the development of modes of adjustment which include responsiveness to the stimuli that are relevant in the present situation (Christie, 1951, 1952 ; Lawrence, 1949, 1950 (Cf. Harlow, 1949).

The demonstration that behavior patterns can be changed by selective breeding, or that they obey Mendelian laws, does not by any means prove that the behavior patterns are innate in the sense of being underlain by neural mechanisms specific for them. Here the question of *what* is innate is crucial. Rats can be selectively bred for maze-bright and maze-dull strains (Tryon, 1929) ; but what is selected appears to be, not a central neural correlate of « intelligence » or « maze-learning ability », but characteristics of the animal's sensory adjustments, some rats being dominantly kinesthetic, others dominantly visual, in their responsiveness to the problem situation (Searle, 1949). Other characteristics, such as metabolic rate, may be selected, so that some rats may, in a learning situation in which hunger motivation is established by standard periods of food deprivation, appear better learners than others, when the operative factor is need for food rather than the idealized central « ability to learn ». heritable differences in temperature preference in mice, which segregate in Mendelian ratios, actually depend upon differences in skin structure and hair density (Herter and Sgonina, 1938).

I have already pointed out that, in the light of Birch's experiment, individual differences in the sensory basis of maternal responses of rats may be based on differences in sensitivity of the mother rats to their own bodies, or on differences in the stimuli provided by their own bodies. Here non-learned physiological differences certainly are the basis of the behavioral differences which develop. However, it does not help us to understand either the underlying physiology of the behavior or its origin if we classify the *behavior* as « innate » and assume that it depends on a discrete neural

mechanism specific for it and isomorphic with it, merely because we exclude « learning » in the limited sense of practice of the pattern.

Searle (1949) showed that whether a « maze-bright » or « maze-dull » rat was bright or dull depended upon what kind of environment he was tested in. When the actual processes by which an animal is behaviorally related to its environment are thus analyzed, apparently definite classifications of behavior as « innate » frequently tend to become very vague. Statements that behavior is inherited are frequently hedged about with all sorts of qualifications about the stability of the environment, etc... Such formulations tend to remove from consideration what ought to be at the center of the investigator's attention — namely, the way in which behavior develops out of the relationships between the animal and its environment (Haldane, 1946; Scott and Charles, 1953; Anastasi and Foley, 1948; Howells, 1945).

Lorenz (1950) has criticized comparative psychologists for their dependence upon a few laboratory animals, which may be quite different from their wild relatives. The same criticism has been made by some comparative psychologists (Schneirla 1946, 1952; Beach, 1950), and I quite agree with it. The present paper may be cited as a case in point, depending as it does on the ring dove and the rat. I must plead that it is only for these species that I can find the physiological and behavioral data on which to base a consideration of the organization of maternal behavior. Lorenz and his school have made many very stimulating studies of the behavior of animals in the field and under free-living conditions in captivity. However, the usefulness of such studies for our present purpose is somewhat vitiated by the characteristic assumption that each element of the behavior pattern depends upon a specific innate neural center. Such an approach has not encouraged the kind of physiological examination that would provide data for a review of this kind.

The use of domesticated animals may be positively useful, however. Laboratory rat colonies of necessity contain selected strains of rats. This selection may take place without any intention of the custodian, since some of the rats will breed better than others under conditions of captivity. Richter (1952) has shown that the adrenal cortex is much reduced in domestic rats. This is partly a result of selection (Rogers and Richter, 1948) and partly a result of the change in environment, since the size of the adrenal cortex depends partly upon the level of secretion of ACTH in stress situations (Nichols, 1950; Weininger, 1954). Further, Richter and Uhlenhuth (1954) report that gonadectomy does not reduce the « spontaneous » activity of wild rats, as it does in domesticated rats (Wang, 1923). This indicates that the change that has taken place in the domesticated rats is a general increase in importance of the gonads and decrease in importance of the adrenals. This is quite consonant with the effective selection for breeding ability, on the one hand, and with the elimination of animals which react violently to stress and the reduction of environmental stress, on the other hand.

These hormonal differences between domestic and wild rats are similar to those which have been reported to underlie the changes in maternal beha-

vior occurring with domestication in the turkey (Leopold, 1944). Such hormonal changes imply great changes in level of excitement, threshold for responses to predators, dominance of sexual behavior, etc... Lorenz (1940, 1943) has considered such changes which result from domestication, but appears to relate them to changes in central nervous characteristics, such as « production of reaction specific energy », « specificity of response to releasers », etc... Here, again, there is a tendency for « innate » to be equated by the instinct-theorist with a preformed neural mechanism, and there is little analysis of the development of behavior patterns from a variety of physiological prerequisites (Lehrman, 1953). (But note that differences in morphology of the brain can sometimes be observed between wild and domesticated animals (Stephan, 1954)).

A persistent difficulty is the problem of how behavior patterns appear for the first time in the biologically appropriate situation, if they are not « innate » as such. To deal with this problem, we must analyze the succession of stages which characterize the normal occurrence of the behavior pattern. A pregnant rat may be able to carry objects to a place and collect them there as a result of having learned to hoard food, but it does not build a nest until the conditions of heat loss on its underside change with pregnancy. Here the « innate » change in skin physiology is introduced *after* the « hoarding » has been learned, and creates a new pattern of events in which the hoarding plays a role. It is not correct to assume that the behavior pattern arises by a sequence of adding « learned » elements to an original « innate » pattern.

Similarly, the ring dove sitting on eggs feeds the squabs for the first time as the result of an interaction in which the parent's sitting on the nest, its preening, the emetic sensitivity of the crop, the pecking of the parents at the nest and at small objects on the floor, and the head-movements of the young all play a role. This pattern could not emerge if the parent were not sitting on the eggs when they hatch. But the analysis of why the parent is sitting on the eggs, and of the physiological changes resulting from sitting on the eggs which make the parent now ready to learn to feed the young, cannot be reduced to an « innate » pattern of behavior appetitive, in any internal sense, to the feeding act. Nor is the behavior « learned » in the sense that the bird could just as well learn something else. The integration, or fusion (Schneirla, 1955) of the physiological changes and the behavior is reciprocal and complete.

Skutch (1953) points out that male birds find their young, not necessarily because of pre-represented reactions to the young, but in part because of the parent's experiences during incubation, which prepare it to participate in the care of the young.

It should be clear that I am not insisting that « nothing is innate », but only that the relationship between the observed behavior and what is « innate » is not appropriately represented by assuming that each element of behavior is either « innate » or « not innate » as such, and that the « innate » elements correspond to specific central neural mechanisms. I do not think

that the idea of an « innate » core with added « learning » is adequately representative of the actual ontogeny of behavior patterns. The distinction between innate and learned *components* of behavior patterns is an unsatisfactory way of analyzing the complex involvements of learning and of structure.

On the central organization of behavior.

As already pointed out, it is a frequent assumption of modern instinct theory that behavior patterns have at their core an « automatism », or movement-pattern that is *entirely* centrally-formed and centrally-coordinated. In this view, the periphery is conceived of as being uninvolved in the formation of the « instinctive act », except insofar as the central core is overlain by an added « coat of reflexes » (von Holst, 1936) which has the effect of smoothing the movement out.

It will be apparent that the analysis presented in this paper is in sharp contrast to this view. We have conceived the patterns of maternal behavior as being, at all points, a reflection of relationships between the center and the periphery within the organism, and between the organism and the outer world. The brood-patch and crop gland of doves, the mammary glands, genitalia, ventral skin, etc..., of rats do not appear to us to be sources of stimulation for minor accretions to a basically central process. The analysis of the pattern as it develops reveals the crucial and central role of central peripheral relationships in the emergence of the behavior.

Lorenz and Tinbergen have leaned heavily on evidence that patterns of locomotor activity in fishes (von Holst, 1937) and amphibians (Weiss, 1936, 1941, 1950) may be centrally coordinated. This evidence is mostly in the form of the development or occurrence of movements in the absence of the normal afferent innervation. There is considerable doubt, however, as to whether normal locomotion, even in fish (Lissmann, 1946) or amphibians (Gray, 1950; Gray and Lissmann, 1940, 1946) is centrally coordinated. *Complete* deafferentation of adult animals suppresses all movement, even in these lower vertebrates. In the cat, deafferentation in infancy prevents the development of normal locomotor activity (Lassek and Meyer, 1953).

Although the spontaneous production of coordinated activity in adult animals is doubtful, there is no doubt that quite simple afferent inflow may have rather complex motor consequences (Lissmann, 1946). This implies that the *reflex* organization of the central nervous system is quite complex. The point at issue here is not whether the characteristics of the central nervous system are relevant to the problems we are discussing, but whether the *isolated* central nervous system produces excitation which is qualitatively the same as the activity of the nervous system in the acting organism. Certainly, the regurgitation movements of ring doves have a complexity which is not explained by the characteristics of the immediate stimulus to the inside of the mouth (Cf. Wang and Borison, 1952). But this is not the same as saying that the central nervous system produces the movements autogenously.

Tinbergen (1948, 1951) has used the experiments of Hess (1949; Hess and Brugger, 1943) as evidence for the production of instinctive excitation in a localized center. Hess was able to induce complex acts, including introductory, or « appetitive » behavior, by punctate stimulation of the hypothalamus. Certainly the hypothalamus is an important integrator of such behavior. But, again, this is not the same as saying that the hypothalamus *produces* such behavior. It now appears, for example, that some of these same patterns can be produced by stimulation of the cerebral cortex (Hess nd Akert, 1951; Delgado, 1953; Hinde, 1953). Hess also observed that stimulation of the same spot in the hypothalamus might lead to different motor results, depending upon the nature of the afferent inflow. This is hardly consistent with the assumption that the stimulation of complex behavior by stimulation of the spot proves that excitation specific for that behavior is produced there.

Stimulation of the motor cortex leads to motor movements which depend partly upon the locus of the stimulated spot. This had traditionally been interpreted as indicating that the movement or the muscle involved was « represented » at the stimulated spot (Cf. Fulton, 1949). Recent evidence, however, indicates that the nature of the motor response to stimulation of the motor cortex depends upon the pattern of proprioceptive inflow (Clark, 1948; Gellhorn, 1948, 1949; Gellhorn and Hyde, 1953). Thus even the motor consequences of cortical stimulation do not indicate that the act is « produced » in the central nervous system.

It is plain that the afferent inflow is most pervasively involved in the activity of the central nervous system (Walter and Walter, 1949). It is unlikely that the analysis of the kind of behavior we are discussing is aided by attempts to separate out a discrete central core independent of the periphery.

The sources of motivation.

The problem of motivation is central to a consideration of instinct-theory, since it is precisely the motivated character of such behavior which impresses us with the inadequacy of the Watsonian type of chain-reflex theory. Lorenz characteristically assigns the origin of motivation to the accumulation of energy in the central nervous system. That is, the level of the reaction-specific energy already referred to is assumed to account not only for the completeness and vigor of the act when performed, but also for the strength of the animal's motivation to get into a situation where the act will be stimulated, or « released ». The release is supposed to occur in the presence of appropriate stimuli, to which a second center which holds the instinctive center under inhibition is innately attuned. The performance of the instinctive act without apparent external stimulation (*Leerlaufreaktion*) is assumed to represent the breaking of the accumulated instinctive energy through the inhibiting barrier.

First, let us consider the problem of whether it is appropriate to say that motivation accumulates centrally in the form of specific energy.

The old idea of Cannon and Washburn (1912) that sensations arising from stomach contractions are an adequate basis for hunger has come under a good deal of attack lately. Denervation of the stomach does not eliminate normal eating behavior in rats (Bash, 1939 *a*). Insulin injection is normally followed by stomach contractions and increased eating (Morgan and Morgan, 1940 *a*). If the stomach is denervated, insulin injection will still be followed by increased eating (Grossman, Cummins and Ivy, 1947 ; Grossman and Stein, 1948), but not by stomach contractions (Morgan and Morgan, 1940 *b*). But does this imply that insulin acts directly on the central nervous system to produce hunger? Bash (1939 *b*) has pointed out that other changes in tension might become equivalent to stomach contractions through conditioning. Hebb (1949) has suggested that central patterning might result from the reliably repeated relationship between stomach contraction, general activity (Richter, 1922 ; Wada, 1922), eating and cessation of contractions. This suggestion is that there might *develop* a central organization of relationship between hunger and all sorts of non-gastric stimuli. It will be seen that this is quite different from the preformed relevance of a *center* from which the eating behavior, and hunger motivation, *emanate*. Hebb suggests that experiments with vagotomized infant animals might yield results quite different from those gotten with adult animals. In view of the extraordinarily subtle and pervasive role of conditioning in the behavior and physiology of mammals (Airapetyantz and Bykov, 1945 ; Kennedy, 1954), this type of experiment seems urgently needed.

It might be pointed out here that the discussion of these matters has depended upon experiments with mammals. It is not at all certain that the situation would be the same in other animals. Among mammals themselves, differences may be noted. Adolph (1950) reports that water injected into the stomach inhibited drinking in rats, hamsters and guinea pigs, but not in dogs or rabbits (Cf. Towbin, 1949). As Beach (1947) has pointed out in connection with sexual behavior, differences in the level at which conditioning appears to be involved in the organization of the behavior may be very considerable among mammals. Differences between mammals and birds may be even greater. It will be recalled that parental responses to the young, induced in ring doves by prolactin injection, may be partially suppressed by anesthetization of the crop (Lehrman, 1954). I suspect that this would not be so in most mammals, since other tensions than those in the crop, also created by prolactin injection (Bates, Riddle, Lahr and Schooley, 1937), might well become conditioned stimuli for the approach to the young.

The « spontaneity » of behavior, which Lorenz considers so important a basis for his assumption of endogenous production of motivation and of behavior, is put into a new light by several recent experiments. Baker (1953) reports that rats kept under uniform conditions ate at times which were *randomly*, rather than periodically, distributed. Campbell and Sheffield (1953) kept rats under absolutely uniform conditions. Under these conditions, they found that rats deprived of food did *not* show more spontaneous random activity than satiated rats, but were made more active by external stimulation (such as a change in light or sound level) than were satiated rats. They found, further (Sheffield and Campbell, 1954) that hungry rats were made more active by stimuli previously associated with feeding time than by other stimuli. These observations imply that the easily-observed increase in restlessness of hungry animals is not the result of endogenously-produced energy, or impulses, but reflects increased responsiveness to stimulation. It may be that, in the case of other « instinctive » activities, the restlessness of animals that have not performed the act for a long time is a function of their increased responsiveness to external stimuli, which may in turn be caused by a change in peripheral, but internal, stimulus conditions.

The last statement requires some elaboration. Lorenz has assumed that some energy (or substance (Lorenz and Tinbergen, 1938)) is *used up* when the act is performed, and that this accounts for the change in motivation as a function of activity. Recently, Prechtl (1952, 1953) showed that the gaping response of young finches and other songbirds may become refractory to one stimulus modality, without its responsiveness to other stimulus modalities necessarily being lowered. Lorenz (1950) suggested a method of « dual quantification » for the estimation of the effects of variation in instinctive energy level on the form of the behavior. This consists of independently varying the « completeness » of the stimulating situation and the time during which the energy is allowed to « accumulate ». He suggests presenting the « maximal » stimulus (i. e. that corresponding to the complete « innate releasing mechanism ») after the act has become exhausted with respect to the stimulus being tested, in order to find out « how much » energy is left. This method has been used in several investigations (e. g. Seitz, 1940 ; Tinbergen and Kuenen, 1939). Prechtl's results, which indicate that exhaustion may be due to adaptation to a specific stimulus, casts considerable doubt on the validity of the method, and upon the reality of the underlying assumption of an exhaustable central reservoir of energy. Moynihan (1953) and Bastock, Morris and Moynihan (1953) have shown that reduction of the black-headed gull's need to incubate depends on stimuli coming from the eggs, not on the using-up of « incubation drive ». These authors tend to deal with the effects of these stimuli in terms of their effects on the central mechanisms postulated in Lorenz's system. It may be pointed out, however, that « stimuli from the eggs » actually involve heat exchanges between brood-patch and eggs with consequent effects on peripheral tensions mediated by the autonomic nervous system.

There is considerable evidence that changes in exteroceptive and interoceptive stimulation are often responsible for the drop in motivation which follows from the performance of an act. Glanzer (1953) argues that changes in response in learning situations, such as in spontaneous alternation, depend

upon satiation of the previously-effective stimuli. A number of studies have shown that the reduction of drives to eat and drink depends upon stimuli from both the digestive tract and the mouth (Berkun, Kessen and Miller, 1952; Miller and Kessen, 1952; Janowitz and Grossman, 1949). It is conceivable, of course, that some of the drop in motivation resulting from, e. g., eating behavior could be due to the using up of impulses to eat. In the light of our knowledge of the physiology of mammalian behavior, however, it is much more parsimonious to conclude that the effective factor is proprioceptive inflow which has become conditioned to the changes in the stomach resulting from food ingestion.

Motivation may actually be instigated, or stimulated, by external stimuli. Van Iersel (1953) reports that stimuli provided by the eggs not only release fanning of the eggs by male sticklebacks, but also increase the « drive to fan ». Satiated rats may be made hungry by stimuli associated with the feeding situation (Danziger, 1951). It is well known that animals that have eaten to satiation may be stimulated to additional eating by the activity of other animals (Katz, 1948). A partial mechanism for some such effects may be suggested by the fact that internal tensions can be conditioned. For example, conditioned secretion of prolactin and oxytocin in a rat, aroused by stimuli coming from the young, may readily be seen as the basis of increased motivation to suckle, aroused by the young, rather than by autonomously-occurring internal processes.

When all our knowledge of the physiology of the animal is taken into account, it does not appear to be necessary or desirable to rely on independent, central accumulations of hitherto unobserved kinds of « energy », in order to explain variations in motivation (1).

Instinct theory and the study of animal behavior.

The subject of the present paper has required an examination of mechanisms of maternal behavior which has implied criticism of the current instinct theory of K. Lorenz and his colleagues. It would be most unfortunate if this criticism, which I think necessary at this time, should be taken as a total rejection of the great contributions which the ethologists have been making to the study of animal behavior.

Lorenz has provided a framework for the study of taxonomic distribution of behavior patterns which has proved to be most stimulating. The insistence of all of the ethological school that problems for research must arise from the lives of the animals studied is a much-needed corrective for the tendency of many psychologists to restrict « comparative » work to the use of a few mammals to study problems essentially arising out of theoretical considerations of human behavior.

(1) Hinde (1954) has reached much the same conclusions on this point.

Lorenz's attempts to provide an orderly organization of many facts which had hitherto appeared unavailable to analysis must command our respect. An approach to animal behavior that is oriented toward the study of the animal in its natural environment, that is concerned with the phyletic origins of behavior, and that calls attention to the biological functions of behavior patterns, may have a value that is not entirely dependent upon the adequacy of its explanations of the origins of behavior in the individual animal. I must acknowledge that I myself am in the peculiar position of criticizing Lorenz here for his treatment of some problems of the existence of which I might never have known except for him.

At the same time, it must be pointed out that both physiological and psychological research have accumulated a great deal of relevant material of which Lorenz and his colleagues have so far not made much use. It is to be hoped that one result of criticisms like this one, and of symposia like the present one, will be a greater ability of all of us to take account of material which arises in a different theoretical framework than our own, and thus to avoid oversimplified explanations of instinctive behavior.

CONCLUSION

In this discussion, I have tried to consider the physiological and behavioral setting out of which maternal behavior arises, and to describe some of the processes of development underlying maternal and other instinctive behavior. It will be seen that the approach exemplified herein differs from current instinct theory in that it considers such behavior patterns to reflect, in a very broad way, complex relationships within the animal and between the animal and the environment. We consider attempts to find discrete central cores of behavior, pre-existent innate components of behavior, and autogenous central sources of motivation to be restrictive, in the sense that they exclude much of the relevant physiology, and unrealistic, in the sense that they depend upon undemonstrated forms of energy and of anatomical organization.

BIBLIOGRAPHY

1950. Adolph (E. F.). — Thirst and its inhibition in the stomach. *Amer. J. Physiol.*, vol. 161, p. 374-386.

1945. Airapetyantz (E.) et Bykov (K.). — Physiological experiments and the psychology of the subconscious. *Philos. and phenomenol. Res.*, vol. 5, p. 577-593.

1943. Allen (A. A.). — Sex rhythms in the ruffed grouse (Bonasa umbellus L.) and other birds. *Auk*, vol. 51, p. 180-199.

1936. Allen (E.), Diddle (A. W.), Burford (T. H.) et Elder (J. H.). — Analysis of urine of the chimpanzee for estrogenic content during various stages of the menstrual cycle. *Endocrinol.*, vol. 20, p. 546-549.

1948. ANASTASI (A.) et FOLEY (J. P.,.). — A proposed reorientation in the heredity-environment controversy. *Psychol. Rev.*, vol. 55, p. 239-249.
1938. ASTWOOD (E. B.). — A six hour assay for the quantitative determination of estrogen. *Endocrinol.*, vol. 23, p. 25-31.
1952. BAILEY (R. E.). — The incubation patch of passerine birds. *Condor*, vol. 54, p. 121-136.
1953. BAKER (R. A.). — Aperiodic feeding behavior in the albino rat. *J. comp. and physiol. Psychol.*, vol. 46, p. 422-426.
1934. BARD (P.). — The neuro-humoral basis of emotional reactions. *A handbook of general experimental psychology*, ed. par C. Murchison, p. 264-311. Worcester, Mass.: Clark University Press. — 1939. Central nervous mechanisms for emotional behavior patterns in animals. *Research Pub. Assoc. nerv. and mental Dis.*, vol. 19, p. 190-218.
1949. BARE (J. K.). — The specific hunger for sodium chloride in normal and adrenalectomized white rats. *J. comp. and physiol. Psychol.*, vol. 42, p. 242-253.
1949. BARGMANN (W.). — Ueber die neurosekretorische Verknpüfung von Hypothalamus und Neurohypophyse. *Zeitschr. f. Zellforsch.*, vol. 34, p. 610-634.
1949. BARGMANN (W.) et HILD (W.). — Ueber die Morphologie der neurosekretorischen Verknüpfung von Hypothalamus und Neurohypophyse. *Acta Anatom.*, vol. 8, p. 264-280.
1939. BASH (K. W.). — An investigation into a possible organic basis for the hunger drive. *J. comp. Psychol.*, vol. 28, p. 109-134. — 1939 *b*. Contribution to a theory of the hunger drive. *J. comp. Psychol.*, vol. 28, p. 137-160.
1953. BASTOCK (E.), MORRIS (D.) et MOYNIHAN (M.). — Some comments on conflict and thwarting in animals. *Behaviour*, vol. 6, p. 66-84.
1935. BATES (R. W.), LAHR (E. L.) et RIDDLE (O.). — The gross action of prolactin and follicle-stimulating hormone on the mature ovary and sex accessories of fowl. *Amer. J. Physiol.*, vol. 111, p. 361-368.
1937. BATES (R. W.), RIDDLE (O.) et LAHR (E. L.). — The mechanism of the anti-gonad action of prolactin in adult pigeons. *Amer. J. Physiol.*, vol. 119, p. 610-614.
1937. BATES (R. W.), RIDDLE (O.), LAHR (E. L.) et SCHOOLEY (J. P.). — Aspects of splanchnomegaly associated with the action of prolactin. *Amer. J. Physiol.*, vol. 119, p. 603-609.
1937. BEACH (F. A.). — The neural basis of innate behavior. I. Effects of cortical lesions upon the maternal behavior pattern in the rat. *J. comp. Psychol.*, vol. 24, p. 393-438. — 1938. The neural basis of innate behavior. II. Relative effects of partial decortication in adulthood and infancy upon the maternal behavior of the primiparous rat. *J. genet. Psychol*, vol. 53, p. 109-148. — 1942. Analysis of factors involved in the arousal, maintenance and manifestation of sexual excitement in male animals. *Psychosomat. Med.*, vol. 4, p. 173-198. — 1947 *a*. A review of physiological and psychological studies of sexual behavior in mammals. *Physiol. Rev.*, vol. 27, p. 240-307. — 1947 *b*. Evolutionary changes in the physiological control of mating behavior in mammals *Psychol. Rev*, vol. 54, p. 297-315. — 1948. *Hormones and behavior*. New-York: Paul B. Hoeber. — 1950. The snark was a boojum. *Amer. Psycholog.*, vol. 5, p. 115-124. — 1951 *a*. Instinctive behavior: reproductive activities. *Handbook of experimental psychology*, ed. par S. S. Stevens, p. 387-434. New-York: Wiley. — 1951 *b*. Body chemistry and perception. *Perception: an approach to personality*, ed. par R. R. Blake et G. V. Ramsey, p. 56-94. New-York: Ronald. — 1952. Mechanisms of hormonal action upon behaviour. *Ciba Foundation Colloq. Endocrinol*, vol. 3, p. 209-215.
1949. BEACH (F. A.) et HOLZ-TUCKER (A. M.). — Effects of different concentrations of androgen upon sexual behavior in castrated male rats. *J. comp. and. physiol. Psychol.*, vol. 42, p. 433-453.
1950. BEACH (F. A.) et LEVINSON (G.). — Effects of androgen on the glans penis and mating behavior of castrated male rats. *J. exp. Zool.*, vol. 114, p. 159-172.
1931. BEAMS (N. W.) et MEYER (R. K.). — The formation of pigeon « milk ». *Physiol. Zool.*, vol. 4, p. 486-500.

1944. BERG (I. A.). — Development of behavior: the micturition pattern in the dog. *J. exp. Psychol.*, vol. 34, p. 343-368.
1952. BERKUN (M. M.), KESSEN (M. L.) et MILLER (N. E.). — Hunger-reducing effects of food by stomach fistula versus food by mouth measured by a consummatory response. *J. comp. and physiol. Psychol.*, vol. 45, p. 550-554.
1955. BIRCH (H. G.). — The relation of factors involved in early experience to maternal behavior in the rat. (in preparation).
1946. BIRCH (H. G.) et CLARK (G.). — Hormonal modification of social behavior: II. The effects of sex-hormone administration on the social dominance status of the female-castrate chimpanzee. *Psychosomat. Med.*, vol. 8, p. 320-331. — 1950. Hormonal modification of social behavior. IV. The mechanism of estrogen-induced dominance in chimpanzees. *J. comp. and. physiol. Psychol.*, vol. 43, p. 181-193.
1936. BISSONNETTE (T. H.). — Sexual photoperiodicity. *Quart. Rev. Biol.*, vol. 11, p. 371-386. — 1937. Photoperiodicity in birds. *Wilson Bull.*, vol. 49, p. 241-270.
1948. BRECKENRIDGE (C. G.) et KELLER (A. D.). — Retention of sex functions after isolation of the pars anterior by extirpation of the hypophysial stalk. *Amer. J. Physiol.*, vol. 152, p. 591-597.
1941. BROOKHART (J. M.), DEY (F. L.) et RANSON (S. W.). — The abolition of mating behavior by hypothalamic lesions in guinea pigs. — *Endocrinol.*, vol. 25, p. 561-565
1940. BROOKS (C. M.). — Relation of the hypothalamus to gonadotropic functions of the hypophysis. *Res. Pub. Assoc. nerv. and ment. Dis.*, vol. 20, p. 525-550.
1938. BYKOV (K. M.). — The functional connection of the cerebral cortex with the viscera. *Acta med. U. R. S. S.*, vol. 1, p. 178-203.
1930. BYKOV (K. M.) et ALEXEJEW-BERKMANN (I. A.). — Die Ausbildung bedingter Reflexe auf Harnausscheidung. *Pflug. Arch. ges. Physiol.*, vol. 224, p. 710-721.
1953. CAMPBELL (B.) et PETERSON (W. E.). — Milk « let-down » and the orgasm in the human female. *Human Biol.*, vol. 25, p. 165-168.
1953. CAMPBELL (R. A.) et SHEFFIELD (F. D.). — Relation of random activity to food deprivation. *J. comp. and physiol. Psychol.*, vol. 46, p. 320-322.
1929. CANNON (W. B.). — *Bodily changes in pain, hunger, fear and rage*. New-York: Appleton-Century. — 1932. *The wisdom of the body*. New-York: Norton.
1912. CANNON (W. B.) et WASHBURN (A. L.). — An explanation of hunger. *Amer. J. Physiol.*, vol. 29, p. 441-454.
1922. CASON (H.). — The conditioned pupillary reaction. *J. exp. Psychol.*, vol. 5, p. 108-146.
1951. CHRISTIE (R.). — Experimental naiveté and experiential naiveté. *Psychol. Bull.*, vol. 48, p. 327-339. — 1952. The effect of some early experiences in the latent learning of adult rats. *J. exp. Psychol.*, vol. 43, p. 281-288.
1948. CLARK (G.). — The mode of representation in the motor cortex. *Brain*, vol. 71, p. 320-331.
1946. CLARK (G.) et BIRCH (H. G.). — Hormonal modifications of social behavior: III. The effects of stilbestrol therapy on social dominance in the female-castrate chimpanzee. *Bull. Canad. psychol. Assoc.*, vol. 6, p. 15-18.
1933. COLE (L. J.). — The relation of light periodicity to the reproductive cycle, migration and distribution of the mourning dove (Zenaidura macroura carolinensis). *Auk*, vol. 50, p. 284-296.
1946. COLLIAS (N. E.). — Some experiments on broody behavior in fowl and pigeon. *Anat. Rec.*, vol. 96 (suppl.), p. 572. — 1950. Hormones and behavior with special reference to birds and the mechanisms of hormone action. *A symposium on steroid hormones*, ed. par E. S. Gordon, p. 277-329. Madison, Wis.: University of Wisconsin Press. — 1952. The development of social behavior in birds. *Auk*, vol. 69, p. 127-159.
1942. COOPER (J. B.). — An exploratory study of African lions. *Comp. Psychol. Monog.*, vol. 17, p. 1-48.
1908. CRAIG (W.). — Oviposition induced by the male in pigeons. *J. Morphol.*, vol. 22, p. 299-305. — 1913. The stimulation and the inhibition of ovulation in birds and

mammals. *J. anim. Behav.*, vol. 3, p. 315-321. — 1914. Male doves reared in isolation. *J. anim. Behav.*, vol. 4, p. 121-133.

1952. Cross (B. A.) et Harris (G. W.). — The role of the neurohypophysis in the milk-ejection reflex. *J. Endocrinol.*, vol. 8, p. 148-161.

1953. Cross (B. A.) et Van Dyke (H. B.). — The effects of highly purified posterior pituitary principles on the lactating mammary gland of the rabbit. *J. Endocrinol.*, vol. 9, p. 232-235.

1941. Cushing (J. E.,). — Non-genetic mating preference as a factor in evolution. *Condor*, vol. 43, p. 233-236.

1951. Danziger (K.). — The operation of an acquired drive in satiated rats. *Quart. J. exp. Psychol.*, vol. 3, p. 119-132.

1938. Darling (F. F.) — *Bird flocks and the breeding cycle* Cambridge: Cambridge University Press.

1952. Delgado (J. M. R.). — Responses evoked in waking cat by electrical stimulation of motor cortex. *Amer. J. Physiol.*, vol. 171, p. 436-446.

1941. Dey (F. L.). — Changes in ovaries and uteri in guinea pigs with hypothalamic lesions. *Amer. J. Anat.*, vol. 69, p. 61-87. — 1943. Evidence of hypothalamic contro, of hypophyseal gonadotropic functions in the female guinea pig. *Endocrinol.*, vol. 331 p. 75-82.

1951. Eayrs (J. T.). — The influence of sex on the maturation of the central nervous system in the albino rat. *J. Endocrinol.*, vol. 7, p. 271-279. — 1951 *b*. The modification of lactation in the albino rat by environmental factors. *J. Endocrinol.*, vol. 7, p. 280-287. — 1952. Sex differences in the maturation and function of the nervous system in the rat. *Ciba Foundation Colloq. Endocrinol.*, vol. 3, p. 18-31. — 1953. Hormones and the maturation of the central nervous system with special reference to the rat. *Brit. J. anim. Behav.*, vol. 1, p. 144-150.

1949. Eckstein (P.). — Patterns of the mammalian sexual cycle. *Acta Anatom.*, vol. 7, p. 389-410.

1935. Elsberg (C. A.), Brewer (E. D.) et Levy (I.). — The sense of smell. IV. Concerning conditions which may temporarily alter normal olfactory acuity. *Bull. neurol. Instit. N. Y.*, vol. 4, p. 31-44.

1942. Emlen (J. T.) et Lorenz (F. W.). — Pairing responses of free-living valley quail to sex-hormone implants. *Auk*, vol. 59, p. 369-378.

1939. Enders (R. K.). — Reproductive phenomena in the mink (Mustela vison). *Anat. Rec.*, vol. 75 (suppl.), p. 122.

1933. Evans (H. M.), Meyer (R. K.) et Simpson (M.). — Growth and gonad-stimulating hormones of the anterior hypophysis. *Mem. U. of Cal.*, vol. 11, p. 1-446.

1949. Everett (J. W.) et Sawyer (C. H.). — A neural timing factor in the mechanism by which progesterone advances ovulation in the cyclic rat. *Endocrinol.*, vol. 45, p. 581-595.

1949. Everett (J. W.), Sawyer (C. H.) et Markee (J. E.). — A neurogenic timing factor in control of the ovulatory discharge of luteinizing hormone in the cyclic rat. *Endocrinol.*, vol. 44, p. 234-250.

1950. Farner (D. S.). — The annual stimulus for migration. *Condor*, vol. 52, p. 104-122.

1940. Finan (J. L.). — Quantitative studies in motivation. I. Strength of conditioning in rats under varying degrees of hunger. *J. comp. Psychol.*, vol. 29, p. 119-134.

1935. Fisher (C.), Ingram (W. P.) et Ranson (S.). — Relation of the hypothalamico-hypophyseal system to diabetes insipidus. *Arch. Neurol. and Psychiat.*, vol. 34, p. 124-163.

1951. Freedman (B. S.). — Conditioning of respiration and its psychosomatic implications. *J. nerv. and ment. Dis.*, vol. 113, p. 1-19.

1948. Freud (J.) et Uyldert (I. E.). — Micturition and copulation behavior patterns in dogs. *Acta brev. Neerland.*, vol. 16, p. 49-53. — 1948 *b*. Mamma and lactation in rats and other species. *Arch. internat. Pharmacodyn. et Thér.*, vol. 76, p. 74-94.

1949. Fulton (J. F.). — *The physiology of the nervous system*. New-York: Oxford.

1942. Gantt (W. H.). — Cardiac conditioned reflexes to painful stimuli. *Fed. Proc.*, vol. 1, p. 28.

1940. Gantt (W. H.) et Hoffman (W. C.).— Conditioned cardio-respiratory changes accompanying conditioned food reflexes. *Amer. J. Physiol.*, vol. 129, p. P 360.

1933. Garvey (C. R.). — A study of conditioned respiratory changes. *J. exp. Psychol.*, vol. 16, p. 471-503.

1948. Gellhorn (E.). — The influence of alterations in posture of the limbs on cortically induced movements. *Brain*, vol. 71, p. 26-33. — 1949. Proprioception and the motor cortex. *Brain*, vol. 72, p. 35-62.

1953. Gellhorn (E.) et Hyde (J.). — Influence of proprioception on map of cortical responses. *J. Physiol.*, vol. 122, p. 371-385.

1953. Glanzer (M.). — Stimulus satiation: an explanation of spontaneous alternation and related phenomena. *Psychol. Rev.*, vol. 60, p. 257-268.

1947. Globus (J. H.), Goldfarb (A. I.) et Silver (S.). — Hypophysio-hypothalamic interfunctions and dysfunctions. *J. Mt. Sinai Hosp.*, vol. 14, p. 308-346.

1952. Grachev (I. I.). — [Formation of conditioned lactation reflex based on mechanic irritation of the nipple]. *Dokl. Akad. Nauk U. S. S. R.*, vol. 86, p. 441-444.

1949. Grant (D. A.) et Schneider (D. E.). — Intensity of the conditioned stimulus and strength of conditioning: II. The conditioned galvanic skin response to an auditory stimulus. *J. exp. Psychol.*, vol. 39, p. 35-40.

1950. Gray (J.). — The role of peripheral sense organs during locomotion in the vertebrates. *Sympos. Soc. exp. Biol.*, vol. 4, p. 112-126.

1940. Gray (J.) et Lissmann (H. W.). — The effect of deafferentation upon the locomotory activity of amphibian limbs. *J. exp. Biol.*, vol. 17, p. 227-236. — 1946 *a*. Further observations on the effect of deafferentation on the locomotory activity of amphibian limbs. *J. exp. Biol.*, vol. 23, p. 121-132. — 1946 *b*. The co-ordination of limb movements in the amphibia. *J. exp. Biol.*, vol. 23, p. 133-142.

1947. Green (J. D.) et Harris (G. W.). — The neurovascular link between the neurohypophysis and adenohypophysis. *J. Endocrinol.* , vol. 5, p. 136-146.

1947. Grossman (M. I.), Cummins (G. M.) et Ivy (A. C.). — The effect of insulin on food intake after vagotomy and sympathectomy. *Amer. J. Physiol.*, vol. 149, p. 100-102.

1948. Grossman (M. I.) et Stein (I. F.). — Vagotomy and the hunger-producing action of insulin in man. *J. appl. Physiol.*, vol. 1, p. 263-269.

1946. Haldane (J. B. S.). — The interaction of nature and nurture. *Annals of Eugen.*, vol. 13, p. 197-205.

1925. Hammond (J.) et Marshall (F. H. A.). — *Reproduction in the rabbit*. London: Olivier and Boyd.

1929. Hanzlik (P. J.). — A new method of estimating the potency of digitalis: pigeon emesis. *J. Pharmacol. and. exp. Ther.*, vol. 35, p. 363-391.

1949. Harlow (H. F.). — The formation of learning sets. *Psychol. Rev.*, vol. 56, p. 51-65.

1953. Harriman (A. E.) et Macleod (R. B.). — Discriminative thresholds of salt for normal and adrenalectomized rats. *Amer. J. Psychol.*, vol. 66, p. 465-471.

1937. Harris (G. W.). — The induction of ovulation in the rabbit, by electrical stimulation of the hypothalamo-hypophysial mechanism. *Proc. roy. Soc. London, ser.* B, vol. 122, p. 374-394. — 1947. Innervation of the neurohypophysis-an investigation using the method of remote control stimulation. *Philos. Trans. roy Soc. London, ser.* B, vol. 232, p. 385-441. — 1948 *a*. Hypothalamus and pituitary gland, with special reference to the posterior pituitary and labour. *Brit. Med. J.*, vol. 1, p. 339-342. — 1948 *b*. Neural control of the pituitary gland. *Physiol. Rev.*, vol. 28, p. 139-179.

1953. Harris (G. W.) et Pickles (V. R.). — Reflex stimulation of the neurohypophysis (posterior pituitary gland) and the nature of posterior pituitary hormone(s). *Nature*, vol. 172, p. 1049.

1933. Harris (L. J.), Clay (J.), Hargreaves (F. J.) et Ward (A.). — Appetite and choice of diet. The ability of the vitamin B deficient rat to discriminate between diets containing and lacking the vitamin. *Proc. roy Soc. London, ser. B*, vol. 113, p. 161-190.

1949. HEBB (D. O.). — *The organization of behavior.* New-York; Wiley. — 1953. Heredity and environment in mammalian behaviour. *Brit. J. anim. Behav.*, vol. 1, p. 43-47.

1938. HEPPEL (L. A.) et SCHMIDT (C. L. A.). — Studies on the potassium metabolism of the rat during pregnancy, lactation and growth. *Univ. Calif. Pub. Physiol.*, vol. 8, p. 189-205.

1949. HERON (W. T.). — Internal stimuli and learning. *J. comp. and physiol. Psychol.*, vol. 42, p. 486-492.

1931. HERREN (R. Y.) et HATERIUS (H. O.). — The relation of ovarian hormones to electro-myographically determined Achilles reflex time. *Amer. J. Physiol.*, vol. 96, p. 214-220. — 1932. On the mechanism of certain ovarian hormonal influences on the central nervous system. *Amer. J. Physiol.*, vol. 100, p. 533-536.

1951. HERTER (K.). — *Der Temperatursinn de Säugetiere.* Leipzig.

1938. HERTER (K.) et SGONINA (K.). — Vorzugstemperatur und Hautbeschaffenheit bei Mäusen. *Zeitschr. f. vergleich. Physiol.*, vol. 26, p. 366-415.

1949. HESS (W. R.). — *Das Zwischenhirn. Syndrome, Lokalisationen, Funktionen.* Basel: Benno Schwabe et C[ie].

1951. HESS (W. R.) et AKERT (K.). — Der cortikale Representation von gesicht —, oral — und Pharyngealsphäre bei der Katze. *Helv. physiol. Acta*, vol. 9, p. 269-289.

1943. HESS (W. R.) et BRÜGGER (M.). — Das subkortikale Zentrum der affektiven Abwehrreaktion. *Helv. physiol. Acta*, vol. 1, p. 33-52.

1949. HILLARP (N. A.). — Studies on the localization of hypothalamic centres controlling the gonadotrophic function of the hypophysis. *Acta endocrinol.*, vol. 2, p. 11-23.

1953. HINDE (R. A.). — Appetitive behaviour, consummatory act, and the hierarchical organization of behaviour-with special reference to the great tit (Parus major). *Behaviour*, vol. 5, p. 189-224. — 1954. Changes in responsiveness to a constant stimulus. *Brit. J. anim. Behav.*, vol. 2, p. 41-55.

1947. HÖHN (E. O.). — Sexual behavior and seasonal changes in the gonads and adrenals of the mallard. *Proc. zool. Soc. London*, vol. 117, p. 231-304.

1936. VON HOLST (E.). — Versuchen zur relativen Koordination. *Pflug. Arch. ges. Physiol.*, vol. 237, p. 93-122. — 1937. Regulationsfähigkeit im Zentralnervensystem. *Naturwissen.*, vol. 25, p. 625-631, 641-647.

1937. HOVLAND (C. I.). — The generalization of conditioned responses. I. The sensory generalization of conditioned responses with varying frequencies of tone. *J. gen. Psychol.*, vol. 17, p. 125-148.

1920. HOWARD (H. E.). — *Territory in bird life.* London: Chatto and Windus. — 1929. *An introduction to the study of bird behaviour.* Cambridge: Cambridge University Press. — 1935. *The nature of a bird's world.* Cambridge: Cambridge University Press.

1945. HOWELLS (T. H.). — The obsolete dogmas of heredity. *Psychol. Rev.*, vol. 52, p. 23-34.

1933. HUDGINS (C. V.). — Conditioning and the voluntary control of the pupillary light reflex. *J. gen. Psychol.*, vol. 8, p. 3-51.

1943. HULL (C. L.). — *Principles of behavior.* New-York: Appleton-Century-Crofts.

1934. HUNTER (W. S.) et HUDGINS (C. V.). — Voluntary activity from the standpoint of behaviorism. *J. gen. Psychol.*, vol. 10, p. 198-204.

1953. HUSTON (T. M.) et NALBANDOV (A. V.). — Neurohumoral control of the pituitary in the fowl. *Endocrinol.*, vol. 52, p. 149-156.

1953. VAN IERSEL (J. J. A.). — An analysis of the parental behaviour of the three-spined stickleback. *Behaviour*, Suppl. n° 3, p. 1-159.

1949. JANOWITZ (H. D.) et GROSSMAN (M. I.). — Some factors affecting the food intake of normal dogs and dogs with esophagostomy and gastric fistula. *Amer. J. Physiol.*, vol. 159, p. 143-148.

1949. JENKINS (J. J.) et HANRATTY (J. A.). — Drive intensity discrimination in the albino rat. *J. comp. physiol. Psychol.*, vol. 42, p. 228-232.

1952. KAHMANN (H.) et VON FRISCH (O.). — Ueber die Beziehungen von Muttertier und Nestling bei kleinen Säugetieren. *Experientia*, vol, 8, p. 221-222.

1953. KALTENBACH (J. C.). — Local action of thyroxin on amphibian metamorphosis. I. Local metamorphosis in Rana pipiens larvae effected by thyroxin-cholesterol implants. *J. exp. Zool.*, vol. 122, p. 21-40. — 1953 *b.* II. Development of the eyelids, nictitating membrane, cornea, and extrinsic ocular muscles in Rana pipiens larvae effected by thyroxin-cholesterol implants. *J. exp. Zool.*, vol. 122, p. 41-52. — III .Formation and perforation of the skin window in Rana pipiens larvae effected by thyroxin-cholesterol implants *J. exp. Zool.*, vol. 122, p. 449-468.

1948. KATZ (D.). — *Mensch und Tier.* Zürich: Morgarten Verlag. Conzett und Huber.

1953. KAUFMAN (R. S.). — Effects of preventing intromission upon sexual behavior of rats. *J. comp. and. physiol. Psychol.*, vol. 46, p. 209-211.

1953. KELLOGG (W. N.) et SPANOVICK (P.). — Respiratory changes during the conditioning of fish. *J. comp. and. physiol. Psychol.*, vol. 46, p. 124-128.

1947. KENDLER (H. H.). — An investigation of latent learning in a T-maze. *J. comp. and. physiol. Psychol.*, vol. 40, p. 265-270.

1948. KENDLER (H. H.) et MENCHER (H. C.). — The ability of rats to learn the location of food when motivated by thirst — an experimental reply to Leeper. *J. exp. Psychol.*,, vol. 38, p. 82-88.

1954. KENNEDY (J. S.). — Is modern ethology objective? *Brit. J. anim. Behav.*, vol. 2, p. 12-19.

1949. KENT (G. C.) et LIBERMAN (M. J.). — Induction of psychic estrus in the hamster with progesterone administered via the lateral brain ventricle. *Endocrinol.*, vol. 45, p. 29-32.

1927. KINDER (E. F.). — A study of the nest-building activity of the albino rat. *J. exp Zool.*, vol. 47, p. 117-161.

1942. KOLLROS (J.). — Experimental studies on the development of the corneal reflex in Amphibia. I. The onset of the reflex and its relationship to metamorphosis. *J. exp. Zool.*, vol. 89, p. 37-67. — 1942 *b.* Localized maturation of lid-closure reflex mechanism by thyroid implants into tadpole hindbrain. *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.*, vol. 49, p. 204-206. — 1943. Experimental studies on the development of the corneal reflex in Amphibia. II. Localized maturation of the reflex mechanism effected by thyroxin. agar implants into the hindbrain. *Physiol. Zool.*, vol. 16, p. 269-279.

1943. KOSUPKIN (J. M.) et OLMSTED (J. M. D.). — Slowing of the heart as a conditioned reflex in the rabbit. *Amer. J. Physiol.*, vol. 139, p. 550-552.

1933. KRECHEVSKY (I.). — The hereditary nature of « hypotheses ». *J. comp. Psychol.*, vol. 16, p. 99-116.

1929. LASHLEY (K. S.). — *Brain mechanisms and intelligence.* Chicago: University of Chicago Press. — 1938. Experimental analysis of instinctive behavior. *Psychol. Rev.*, vol. 45, p. 445-471. — 1949. Persistent problems in the evolution of mind. *Quart. Rev. Biol.*, vol. 24, p. 28-42.

1953. LASSEK (A. M.) et MEYER (E. K.). — An ontogenetic study of motor deficits following dorsal brachial rhizotomy. *J. Neurophysiol.*, vol. 16, p. 247-251.

1949. LAWRENCE (D. H.). — Acquired distinctiveness of cues. I. Transfer between discriminations on the basis of familiarity with the stimulus. *J. exp. Psychol.*, vol. 39, p. 770-784. — 1950. II. Selective association in a constant stimulus situation. *J. exp. Psychol.*, vol. 40, p. 175-188.

1935. LEEPER (R. W.). — The role of motivation in learning: a study of the phenomenon of differential motivational control of the utilization of habits. *J. genet. Psychol.*, vol. 46, p. 3-40.

1953. LEHRMAN (D. S.). — A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. *Quart. Rev. Biol.*, vol. 28, p. 337-363. — 1955. The physiological basis of parental feeding responses in the ring dove (Streptopelia risoria). *Behaviour*, vol, 7, p. 241-286.

1953. LE MAGNEN (C.). — L'olfaction : le fonctionnement olfactive et son intervention dans les regulations psycho-physiologiques. *J. Physiologie*, vol. 45, p. 285-326.

1944. LEOPOLD (A. S.). — The nature of heritable wildness in turkeys. *Condor*, vol. 46, p. 133-197.

1926. LIDDELL (H. S.). — The effect of thyroidectomy on some unconditioned responses of the sheep and goat. *Amer. J. Physiol.*, vol. 75, p. 579-590.

1946. Lissmann (H. W.). — The neurological basis of the locomotory rhythm in the spinal dogfish. I. Reflex behaviour. *J. exp. Biol.*, vol. 23, p. 143-161. — 1946 *b*. II. The effect of de-afferentation. *J. exp. Biol.*, vol. 23, p. 162-176.

1935. Lorenz (K.). — Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Ornithol.*, vol. 80, p. 50-98. — 1937 *a*. Ueber den Begriff der Instinkthandlung. *Folia biotheoret.*, vol. 2, p. 17-50. — 1937 *b*. Ueber die Bildung des Instinktbegriffes. *Naturwissen.*, vol. 25, p. 289-300, 307-318, 324-331. — 1940. Durch Domestikation verursachte Störungen arteigenen Verhaltens. *Zeitschr. angew. Psychol. und Charakterkunde*, vol. 59, p. 2-81. — 1943. Psychologie und Stammesgeschichte. *Die Evolution der Organismen*, ed. par G. Heberer, p. 105-127. Jena : Gustav Fischer. — 1950. The comparative method in studying innate behavior patterns. *Symp. Soc. exp. Biol.*, vol. 4, p. 221-268.

1938. Lorenz (K.) et Tinbergen (N.). — Taxis und Instinkhandlung in der Eirollbewegung der Graugans. I. *Zschr. f. Tierpsychol.*, vol. 2, p. 1-29.

1942. Maier (N. R. F.) et Schneirla (T. C.). — Mechanisms in conditioning. *Psychol. Rev.*, vol. 49, p. 117-134.

1952. Mandl (A. M.) et Zuckerman (S.). — Factors influencing the onset of puberty in albino rats. *J. Endocrinol.*, vol. 8, p. 357-364.

1946. Markee (J. E.), Sawyer (C. H.) et Hollinshead (W. H.). — Activation of the anterior hypophysis by electrical stimulation in the rabbit. *Endocrinol.*, vol. 38, p. 345-357.

1949. Marshall (A. J.). — Weather factors and spermatogenesis in birds. *Proc. zool. Soc. London*, vol. 119, p. 711-716.

1936. Marshall (F. H. A.). — Sexual periodicity and the causes which determine it. *Philos. Trans. roy. Soc. London, ser. B*, vol. 226, p. 423-456. — 1942. Exteroceptive factors in sexual periodicity. *Biol. Rev.*, vol. 17, p. 68-90.

1948. Martins (T.) et Valle (J. R.). — Hormonal regulation of the micturition behavior of the dog. *J. comp. and physiol. Psychol.*, vol. 41, p. 301-311.

1950. Marx (M. H.). — A stimulus-response analysis of the hoarding habit in the rat. *Psychol. Rev.*, vol. 57, p. 80-93.

1939. Matthews (L. H.). — Visual stimulation and ovulation in pigeons. *Proc. roy. Soc. London, ser. B*, vol. 126, p. 557-560.

1948. Meehl (P. E.) et Maccorquodale (K.). — A further study of latent learning in the T-maze. *J. comp. and physiol. Psychol.*, vol. 41, p. 372-396.

1942. Meites (J.) et Turner (C. W.). — Studies concerning the mechanism controlling the initiation of lactation at parturition. II. Why lactation is not initiated during pregnancy. *Endocrinol.*, vol. 30, p. 719-725. — 1947 *a*. The induction of lactation during pregnancy in rabbits and the specificity of the lactogenic hormone. *Amer. J. Physiol.*, vol. 150, p. 394-399. — 1947 *b*. Effect of sex hormones on pituitary lactogen and crop glands of common pigeons. *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.*, vol. 64, p. 465-468.

1937. Menzies (R.). — Conditioned vasomotor responses in human subjects. *J. Psychol.*, vol. 4, p. 75-120.

1944. Meyer (B. J.) et Meyer (R. K.). — Growth and reproduction of the cotton rat, Sigmodon hispidus, under laboratory conditions. *J. Mammal.*, vol. 25, p. 107-129.

1952. Meyer (D. R.). — The stability of human gustatory sensitivity during changes in time of food deprivation. *J. comp. and physiol. Psychol.*, vol. 45, p. 373-376.

1952. Miller (N. E.) et Kessen (M. L.). — Reward effects of food via stomach fistula compared with those of food via mouth. *J. comp. and physiol. Psychol.*, vol. 45, p. 555-564.

1945. Moore (A. U.) et Marcuse (F. L.). — Salivary, cardiac and motor indices of conditioning in two sows. *J. comp. Psychol.*, vol. 38, p. 1-16.

1940. Morgan (C. T.) et Morgan (J. D.). — Studies in hunger : I. The effects of insulin upon the rat's rate of eating. *J. genet. Psychol.*, vol. 56, p. 137-147. — 1940 *b*. II. The relation of gastric denervation and dietary sugar to the effect of insulin upon food intake in the rat. *J. genet. Psychol.*, vol. 57, p. 153-163.

1953. Moynihan (M.). — Some displacement activities of the black-headed gull. *Behaviour*, vol. 5, p. 58-80.

1950. Munn (N. R.). — *Handbook of psychological research on the rat.* New-York : Houghton Mifflin.

1948. Newton (M.) et Newton (N. R.). — The let-down reflex in human lactation. *J. Pediat.*, vol. 33, p. 698-704.

1950. Newton (N. R.) et Newton (M.). — Relation of the let-down reflex to the ability to breast feed. *Pediat.*, vol. 5, p. 726-733.

1950. Nichols (J.). — Effects of captivity on adrenal gland of wild Norway rat. *Amer. J. Physiol.*, vol. 162, p. 5-9.

1929. Nissen (H. W.). — The effects of gonadectomy, vasotomy, and injections of placental and orchic extracts on the sex behavior of the white rat. *Genet. Psychol. Monog.*, vol. 5, p. 451-547.

1951. Nissen (H. W.), Chow (K. L.) et Semmes (J.). — Effects of restricted opportunity for tactual, kinesthetic and manipulative experience on the behavior of a chimpanzee. *Amer. J. Psychol.*, vol. 64, p. 485-507.

1953. Notterman (J. M.). — Experimental anxiety and a conditioned heart rate response in human beings. *Trans. N. Y. Acad. Sci., ser. II.*, vol. 16, p. 24-33.

1952. Notterman (J. M.), Schoenfeld (W. N.) et Bersh (P. J.). — Conditioned heart rate response in human beings during experimental anxiety. *J. comp. and physiol. Psychol.*, vol. 45, p. 1-8.

1936. Patel (S.). — The physiology of the formation of « pigeon's milk ». *Physiol. Zool.*, vol. 9, p. 129-152.

1934. Patrick (J. R.) et Laughlin (R. M.). — Is the wall-seeking tendency in the white rat an instinct? *J. genet. Psychol.*, vol. 44, p. 378-389.

1928. Pavlov (I. P.). — *Lectures on conditioned reflexes.* New-York : International.

1944. Pearson (O. P.). — Reproduction in the shrew (Blarina brevicauda Say). *Amer. J. Anat.*, vol. 75, p. 39-93.

1942. Pfaffman (C.). — Gustatory afferent impulses. *J. cell. and comp. Physiol.*, vol. 17, p. 243-258. — 1952. Taste preference and aversion following lingual denervation. *I. comp. and physiol. Psychol.*, vol. 45, p. 393-400.

1950. Pfaffman (C.) et Bare (J. K.). — Gustatory nerve discharges in normal and adrenalectomized rats. *J. comp. and physiol. Psychol.*, vol. 43, p. 320-324.

1937. Phillips (R. E.) et Warren (D. C.). — Observations concerning the mechanics of ovulation in the fowl. *J. exp. Zool.*, vol. 76, p. 117-136.

1952. Prechtl (H. F. R.). — Ueber die Adaptation des angeborenen Auslösemechanismus. *Naturwissen.*, vol. 39, p. 140-141. — 1953. Zur Physiologie der angeborenen auslösenden Mechanismen. I. Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel. *Behaviour*, vol. 5, p. 32-50.

1953. Ramsay (A. O.). — Variations in the development of broodiness in fowl. *Behaviour* vol. 5, p. 51-57.

1922. Richter (C. P.). — A behavioristic study of the activity of the rat. *Comp. Psychol. Monog.*, vol. 1, p. 1-55. — 1927. Animal behavior and internal drives. *Quart. Rev. Biol.*, vol. 2, p. 307-343. — 1937. Hypophyseal control of behavior. *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol.*, vol. 5, p. 258-268. — 1939. Salt taste thresholds of normal and adrenalectomized rats. *Endocrinol.*, vol. 24, p. 367-371. — 1943. The self-selection of diets. *Essays in Biology*, p. 500-505. Berkeley : Univ. of Cal. Press. — 1952. Domestication of the Norway rat and its implication for the study of genetics in man. *Amer. J. human Genet.*, vol. 4, p. 273-285.

1954. Richter (C. P.) et Uhlenhuth (E. H.). — Comparison of the effects of gonadectomy on spontaneous activity of wild and domesticated Norway rats. *Endocrinol.*, vol. 54, p. 311-322.

1935. Riddle (O.). — Aspects and implications of the hormonal control of the maternal instinct. *Proc. Amer. philos. Soc.*, vol. 75, p. 521-525. — 1937. Physiological responses to prolactin. *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol.*, vol. 5, p. 218-228.

1939. RIDDLE (O.) et BATES (R. W.). — The preparation, assay and actions of lactogenic hormone. *Sex and internal secretions.* ed. par E. Allen, p. 1088-1117. Baltimore: Williams and Wilkins.

1932. RIDDLE (O.), BATES (R. W.) et DYKSHORN (S. W.). — A new hormone of the anterior pituitary. *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.*, vol. 29, p. 1211-1212. — 1933. The preparation, identification and assay of prolactin — a hormone of the anterior pituitary. *Amer. J. Physiol.*, vol. 105, p. 191-216.

1935. RIDDLE (O.), BATES (R. W.) et LAHR (E. L.). — Prolactin induces broodiness in fowl. *Amer. J. Physiol.*, vol. 111, p. 353-360.

1931. RIDDLE (O.) et BRAUCHER (P. F.). — Studies on the physiology of reproduction in birds. XXX. Control of the special secretion of the crop-gland in pigeons by an anterior pituitary hormone. *Amer. J. Physiol.*, vol. 97, p. 617-625.

1931. RIDDLE (O.) et BURNS (F. H.). — A conditioned emetic reflex in the pigeon. *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.*, vol. 28, p. 979-981.

1944. RIDDLE (O.) et LAHR (E. L.). — On broodiness of ring doves following implants of certain steroid hormones. *Endocrinol.*, vol. 35, p. 255-260.

1935. RIDDLE (O.), LAHR (E. L.) et BATES (R. W.). — Maternal behavior induced in virgin rats by prolactin. *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.*, vol. 32, p. 730-734. — 1942. The role of hormones in the initiation of maternal behavior in rats. *Amer. J. Physiol.*, vol. 137, p. 299-317.

1947. RIESEN (A. H.). — The development of visual perception in man and chimpanzee. *Science*, vol. 106, p. 107-108. — 1950. Arrested vision. *Sci. Amer.*, vol. 183, p. 16-19.

1950. RIESS (*B. F.*). — The isolation of factors of learning and native behavior in field and laboratory studies. *Annals N. Y. Acad. Sci.*, vol. 51, p. 1093-1102.

1940. ROBERTS (B.). — The life cycle of Wilson' s petrel, Oceanites oceanicus (Kuhl). *Sci. Reports Brit. Graham Land Expedit.* 1934-1937, vol. 1, p. 141-194.

1946. ROBINSON (J.) et GANTT (W. H.). — The cardiac component of the orienting reflex. *Fed. Proc. Amer. Soc. exp. Biol.*, vol. 5, p. 87-88.

1943. ROESSLER (R. L.) et BROGDEN (W. J.). — Conditioned differentiation of vasoconstriction to subvocal stimuli. *Amer. J. Psychol.*, vol. 56, p. 78-86.

1948. ROGERS (P. V.) et RICHTER (C. P.). — Anatomical comparison between the adrenal glands of wild Norway, Alexandrine, and domestic Norway rats. *Endocrinol.*, vol. 42, p. 46-55.

1931. ROWAN (W.). — *The riddle of migration.* Baltimore: Williams and Wilkins.

1950. RUSSELL (J.). — The hypophysis. *Textbook of Physiology*, ed. par J. F. Fulton, p. 1098-1113. Philadelphia: Saunders.

1949. SAWYER (C. H.). — Reflex induction of ovulation in the estrogen-treated rabbit by artificial vaginal stimulation. *Anat. Rec.*, vol. 103, p. 502.

1949. SAWYER (C. H.), EVERETT (J. W.) et MARKEE (J. E.). — A neural factor in the mechanism by which estrogen induces the release of luteinizing hormone in the rat. *Endocrinol.*, vol. 44, p. 218-233.

1950. SAWYER (C. H.), MARKEE (J. E.) et EVERETT (J. W.). — Further experiments on blocking pituitary activation in the rabbit and the rat. *J. exp. Zool.*, vol. 113, p. 659-682.

1946. SCHNEIRLA (T. C.). — Contemporary American animal psychology in perspective. *Twentieth Century Psychology*, ed. par P. L. Harriman. P. 306-316. New-York: Philosophical Library. — 1950. The relationship between observation and experimentation in the field study of behavior. *Annals N. Y. Acad. Sci.*, vol. 51, p. 1022-1044. — 1952. A consideration of some conceptual trends in comparative psychology. *Psychol. Bull.*, vol. 49, p. 559-597. — 1955. The relationship between the innate and the acquired in instinctive behavior. (*this colloquium*).

1944. SCHOOLEY (J. P.) et RIDDLE (O.). — Effect of light upon time of oviposition in ring doves. *Physiol. Zool.*, vol. 16, p. 197-199.

1937. SCHOOLEY (J. P.), RIDDLE (O.) et BATES (R. W.). — Effective stimulation of cropsacs by prolactin in hypophysectomized and in adrenalectomized pigeons. *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.*, vol. 36, p. 408-411.

1947. SCOTT (E. M.) et VERNEY (E. L.). — Self-selection of diet. VI The nature of appetites for B vitamins. *J. Nutrition*, vol. 34, p. 471-480.

1953. SCOTT (J. P.) et CHARLES (M. S.). — Some problems of heredity and social behavior. *J. gen. Psychol.*, vol. 48, p. 209-230.

1949. SEARLE (L. V.). — The organization of hereditary maze-brightness and maze-dullness. *Genet. Psychol. Monog.*, vol. 39, p. 279-375.

1940. SEITZ (A.). — Die Paarbildung bei einigen Cichliden. I. *Zeitschr. f. Tierpsychol.*, vol. 4, p. 40-84.

1934. SELYE (H.). — On the nervous control of lactation. *Amer. J. Physiol.*, vol. 107, p. 535-538. — 1940. Effect of chronic progesterone overdosage on the female accessory sex organs of normal, ovariectomized and hypophysectomized rats. *Anat. Rec.*, vol. 78, p. 253-271.

1935. SELYE (H.), COLLIP (J. B.) et THOMSON (D. L.). — Endocrine interrelations during pregnancy. *Endocrinol.*, vol 19, p. 151-159.

1934. SELYE (H.) et MCKEOWN (T.). — The effect of mechanical stimulation of the nipples on the ovary and the sexual cycle. *Surg., Gynecol., and Obstet.*, vol. 59, p. 886-890.

1932. SENDEN (M. VON). — *Raum-und Gestaltauffassung bei operierten Blindgeborenen vor und nach der Operation.* Leipzig: Barth.

1954. SHEFFIELD (F. D.) et CAMPBELL (B. A.). — The role of experience in the « spontaneous » behavior of hungry rats. *J. comp. and. physiol. Psychol.*, vol. 47, p. 97-101.

1953. SKUTCH (A. F.). — How the male bird discovers the nestlings. *Ibis*, vol. 95, p. 1-37, 505-543.

1954. STEPHAN (H.). — Vergleichend-anatomischen Untersuchungen an Hirnen von Wild-und Haustieren. III. Die oberflächen des Allokortex bei Wild-und Gefangenschaftsfüchsen. *Biol. Zentralbl.*, vol. 73, p. 96-115. — 1954 *b*. II. Die Oberflächen des Allocortex bei Wild-und Hausform von Epimys norvegicus Erxl. *Morphol. Jahrb.*, vol. 93, p. 425-471.

1951. THISTLETHWAITE (D.). — A critical review of latent learning and related experiments. *Psychol. Bull.*, vol. 48, p. 97-129.

1933. TIETZ (E. G.). — The humoral excitation of the nesting instincts in rabbits. *Science*, vol. 78, p. 316.

1939. TINBERGEN (N.). — On the analysis of social organization among vertebrates, with special reference to birds. *Amer. midl. Nat.*, vol. 21, p. 210-234. — 1948. Physiologische Instinktforschung. *Experientia*, vol. 4, p. 121-133. — 1951. *The study of instinct.* Oxford: Oxford University Press. — 1953. *Social behaviour in animals.* London: Methuen.

1939. TINBERGEN (N.) et KUENEN (D. J.). — Ueber die auslösenden und die richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln (Turdus m. Merula L. und T. e. ericetorum Turton). *Zeitschr. f. Tierpsychol.*, vol. 3, p. 37-60.

1949. TOWBIN (E. J.). — Gastric distention as a factor in the satiation of thirst in esophagostomized dogs. *Amer. J. Physiol.*, vol. 159, p. 533-541.

1929. TRYON (R. C.). — The genetics of learning ability in rats — a preliminary report. *Univ. Cal. Pub. Psychol.*, vol. 4, p. 71-85. — 1940. Genetic differences in maze-learning in rats. *Yearbook Nat. Soc. Study Educ.*, vol. 39, p. 111-119.

1943. TUCKER (B. S.). — Brood-patches and the physiology of incubation. *Brit. Birds*, vol. 37, p. 22-28.

1948. TURNER (C. D.). — *General endocrinology.* Philadelphia: W. B. Saunders.

1943. UYLDERT (I. E.). — Mammary development and lactation in rats. *Arch. internat. de Pharmacodyn. et de Thérap.*, vol. 69, p. 114-125. — 1946. A conditioned reflex as a factor influencing the lactation of rats. *Acta brev. Neerland.*, vol. 14, p. 86-89.

1952. VANDEMARK (N. L.) et HAYS (R. L.). — Uterine motility responses to mating. *Amer. J. Physiol.*, vol. 170, p. 518-521.

1922. WADA (T.). — Experimental study of hunger in its relation to activity. *Arch. Psychol.*, vol. 8, p. 1-65.

1939. WALKER (E. L.) et KELLOGG (W. N.). — Conditioned respiration and the conditioned flexion response in dogs. *J. comp. Psychol.*, vol. 27, p. 393-409.

1949. Walter (V. J.) et Walter (W. G.). — The central effects of rhythmic sensory stimulation. *EEG and clin. Neurophysiol.*, vol. 1, p. 57-86.
1923. Wang (G. H.). — Relation between « spontaneous » activity and estrus cycle in the white rat. *Comp. Psychol. Monog.*, vol. 2, p. 1-27.
1952. Wang (S. C.) et Borison (H. L.). — A new concept of the organization of the central emetic mechanism: recent studies on the sites of action of apomorphine, copper sulfate and cardiac glucosides. *Gastroenterol.*, vol. 22, p. 1-12.
1913. Watson (J. B.). — Psychology, as the behaviorist views it. *Psychol. Rev.*, vol. 20, p. 158-177.
1943. Weil (A.). — The chemical growth of the brain of the white rat and its relation to sex. *Growth*, vol. 7, p. 257-264. — 1944. The influence of sex hormones upon the chemical growth of the brain of white rats. *Growth*, vol. 8, p. 107-115.
1954. Weininger (O.). — Physiological damage under emotional stress as a function of early experience. *Science*, vol. 119, p. 285-286.
1936. Weiss (P.). — Selectivity controlling the central-peripheral relations in the nervous system. *Biol. Rev.*, vol. 11, p. 494-531. — 1941. Self-differentiation of the basic patterns of coordination. *Comp. Psychol. Monog.*, vol. 17, p. 1-96. — 1950. Experimental analysis of coordination by the disarrangement of central peripheral relations. *Symp. Soc. exp. Biol.*, vol. 4, p. 92-111.
1951. Weiss (P.) et Rossetti (F.). — Growth responses of opposite sign among different neuron types exposed to thyroid hormone. *Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A.*, vol. 37, p. 540-556.
1919. Whitman (C. O.). — The behavior of pigeons. *Pub. Carnegie Inst. of Wash.*, vol. 257 (no. 3), p. 1-161.
1933. Wiesner (B. P.) et Sheard (N. M.). — *Maternal behaviour in the rat.* Edinburgh: Oliver and Boyd.
1952. Wolburg (I.). — Ueber Vorzugstemperaturen von Muriden. *Biol. Zentralbl.*, vol. 71, p. 601-617.
1943. Yerkes (R. M.). — *Chimpanzees: A laboratory colony.* New Haven: Yale University Press.
1939. Zuckerman (S.), Palmer (A.) et Bourne (G.). — Changes in the water-content of organs and tissues as a result of stimulation by oestradiol. *Nature*, vol. 143, p. 521-522.

DISCUSSION

J. BENOIT. — Je voudrais défendre les mécanismes nerveux et l'innéité que vous attaquez au profit d'un apprentissage qui, selon vous, si je vous comprends bien, pourrait tout expliquer. Vous écrivez : « la supposition que les hormones affectent généralement le comportement en activant des mécanismes centraux pré-organisés ou par interaction avec le système nerveux est, dans l'état actuel de nos connaissances, une grossière simplification. » ! ! Pourquoi donc voulez-vous, si j'ai bien compris votre pensée, refuser au Système nerveux central le privilège d'être le siège des mécanismes instinctifs? Où pensez-vous que se situent ces derniers? Le système nerveux central paraît tout de même plus indiqué pour cette fin qu'un organe quelconque. Que pensez-vous donc des expériences où furent enlevées des parties des corps optostriés et de ce fait supprimés certains comportements sexuels? Rogers (1922), par exemple, en enlevant l'hyperstriatum postérieur du Pigeon, affecta profondément le comportement sexuel: il n'y eut plus

séquence complète des actes de parade; la copulation et la nidification ne se produisirent plus. Patay et Du Chalard, dans un travail en cours de publication, donnent des résultats analogues. Chez le Pigeon également, Beach (1952) observa, après des lésions bilatérales du prosencéphale, la disparition de tout comportement sexuel; la copulation ne se produisit plus, même après injection d'hormone mâle. Ces expériences montrent bien que les corps opto-striés sont le siège de mécanismes instinctifs. La suppression de certaines structures localisées dans cette région du cerveau a entraîné la disparition d'actes instinctifs déterminés.

Vous proposez, ailleurs dans votre rapport, une explication de l'instinct de couvaison par des excitations provoquées par les œufs au niveau de la plaque incubatrice. — Je remarquerai en passant que vous proposez, dans votre rapport, beaucoup de « suggestions », et qu'elles n'ont, au plus, que la valeur d'hypothèses de travail. La physiologie exige davantage. Elle veut des faits. Je ne discuterai d'ailleurs pas votre suggestion relative à l'explication de l'instinct de couvaison. Car il n'est pas douteux que des stimulations externes peuvent le déclencher. C'est le cas, que j'ai cité dans mon rapport, du Dindon mâle que l'on assied de force sur un nid contenant des œufs : il se met à couver. Mais qui sait si cette situation n'a pas déclenché une activité cérébrale, celle de l'hypothalamus et de l'hypophyse? Peu importe d'ailleurs. Le fait qu'une stimulation externe peut également déclencher cet instinct de couvaison ne change rien, à mon avis, à la notion d'un mécanisme nerveux particulier, qui induit l'acte de couvaison et non un autre. Ce mécanisme peut, tout simplement, être mis en action par des facteurs internes ou par des facteurs externes.

Autre point : Vous rappeliez hier ce que j'ai dit dans mon rapport de la séquence causale — sur laquelle en particulier Emlen a attiré l'attention à propos de la Troupiale tricolore — séquence de phénomènes qui se commandent successivement : couple, nid, ponte, œufs, poussins, élevage. Mais ceci ne prouve rien en réalité contre l'existence de mécanismes nerveux innés, responsables des actes instinctifs successifs de la séquence envisagée. Ces actes se commandant les uns les autres, il doit donc y avoir au début de la séquence un phénomène causal, inné et spécifique, puisqu'il oriente le développement de la séquence dans une certaine direction. Et les éléments successifs de cette séquence sont spécifiques, eux aussi : les séquences des étapes du cycle sexuel sont en effet nettement différentes les unes des autres, à divers points de vue, dans les différentes espèces d'Oiseaux.

En faveur de l'innéité, je rappellerai aussi les trois exemples suivants :

1° Armstrong signale que Marais éleva quatre générations de Tisserins sans leur donner la plus petite occasion de voir le moindre brin de matériaux de nidification, et pourtant leurs descendants tissèrent avec perfection leur nid si compliqué. N'y a-t-il pas là une démonstration éclatante, sans contestation possible, d'un instinct inné?

2° Le grand Pluvier à collier *(Charadrius hiaticula)* est davantage attiré par des œufs anormaux, bruns avec taches brun foncé, que par les œufs de son espèce, clairs avec taches noires (Kœhler et Zagarus, 1937).

3° L'Huitrier pie *(Haematopus ostralegus)* préfère une couvée anormale de cinq œufs à la couvée normale de trois œufs (Tinbergen). Ces réponses à des stimuli « supranormaux » (Tinbergen) des cas 2° et 3°, qui jamais ne se rencontrent dans la nature, ne peuvent réellement pas s'expliquer par l'apprentissage, qui n'a jamais eu l'occasion de s'exercer.

Je voudrais terminer en citant une définition de l'instinct donnée par un philosophe français Dunan, et qui me paraît contenir une profonde vérité: « Il n'y a aucune différence de nature entre ce que l'on appelle instinct et ce que l'on appelle fonction physiologique, si ce n'est que le premier est observable du dehors et que la seconde ne l'est pas.» En rappelant cette phrase, dans mon rapport, j'écrivais ceci: « les mécanismes des actes instinctifs du comportement sexuel n'apparaissent-ils d'ailleurs pas comme des fonctionnements extériorisés, si l'on peut dire, comme des fonctionnements de l'organisme réalisés vers l'extérieur? »

Les actes instinctifs sont pour moi des actes fonctionnels de l'organisme. Ils font partie de l'organisation de l'être et doivent correspondre à des structures, au même titre que, par exemple, la division cellulaire, la sécrétion pancréatique, la contraction musculaire involontaire, les pulsations cardiaques, les mouvements musculaires de la respiration... (ne peut-on pas poursuivre l'assimilation et considérer l'apprentissage, qui prolonge et complète l'instinct, comme une adaptation de l'organisme au milieu, qui correspondrait, sur le plan des fonctions organiques proprement dites, à ces phénomènes de régulation dans lesquels des organes s'adaptent à des conditions nouvelles?: un fragment de veine, greffé sur le trajet d'une artère, prend une structure artérielle, s'adaptant ainsi aux conditions nouvelles du courant sanguin). J'ai choisi ces exemples: la division cellulaire, la sécrétion pancréatique, etc... et je les ai rangés dans cet ordre parce que cet ordre correspond à des intégrations de plus en plus complexes et parce qu'il conduit progressivement vers un contrôle par nos facultés psychiques. — Ce qui en effet trouble, à mon avis, la notion de l'acte instinctif, et en rend la définition difficile, c'est que, si, en tant qu'il est *instinctif*, il obéit, chez tous les êtres, à des pulsions internes, inconscientes, en tant qu'il est un *acte*, il peut obéir aussi, chez les Supérieurs, à des phénomènes de volition consciente (cas des mouvements respiratoires, normalement inconscients, mais conscients et voulus à l'occasion). Il y a là, me semble-t-il, une source d'ambiguïté et de confusion; l'interprétation de l'acte instinctif devient plus difficile à partir du moment où le psychisme s'y ajoute ou peut s'y ajouter.

Pour finir, je pense qu'il n'y a aucune difficulté à admettre que les actes instinctifs, issus de mécanismes nerveux spécialisés, donnent ensuite prise à l'apprentissage. Ce dernier surajoute en quelque sorte son effet à l'acte instinctif et le prolonge. Mais ce n'est qu'un complément à quelque chose dont la base, la racine, est tout aussi héritée et innée que la couleur des yeux, la forme de l'oreille..., ou que n'importe quel caractère somatique héréditaire.

D. LEHRMAN. — Certainly, there is no doubt that particular nervous

structures integrate, coordinate and share in the organization of particular behavior patterns. To speak of the nervous system as the «seat of the instinctive mechanisms » is, from this point of view, quite justified. No one, least of all myself, would insist that neural organization is irrelevant to the problem of behavioral organization. The problem that I have been discussing is, however, not the coordination of motor patterns, but the *motivation* of behavior and the *integration* of limited motor patterns into the broad patterns of behavior by which animals are related to each other. Much evidence makes it obvious that central nervous organization underlies the coordination of movement patterns. It is a considerable leap, however, from this to the idea that these movement patterns are self-motivated by energy arising in the motor centers, or that the source of excitation for appetitive behavior is intracentral. In addition, the idea that hormones act directly on these motor centers, while attractive, is not firmly supported by much evidence. I have merely pointed out the role of some extra-neural organic changes brought about by hormones in the organization of cyclic changes in behavior. In general, my point has been that an understanding of the overall organization of behavior patterns, and of the relations of individuals to each other, requires the analysis of organismic relationships involving both periphery and nervous system. Thus I repeat that, although neural organization underlies motor coordinations, it is too narrow a view to say that the patterns of social behavior are preformed in the central nervous system.

As for the problem of innateness, I am sure I have not said that learning can explain everything. Certainly a cat cannot learn to build a nest like a rat, or a blackbird to feed its young like a dove. The structure of an animal limits and guides the development of its behavior. To say this, however, is not to say that the whole behavior pattern is preorganized in the structure of the animal. To analyze the relationships between organism and environment during the development of behavior is not the same as to say that the animal starts with a blank slate, and can learn to do anything. My point was not that everything is learned, but that the labelling of elements in the adult behavior pattern as « innate » or « learned » is not, in all cases, an appropriate summary of their origin. I suggest that ontogenetic analysis is a more appropriate way of gaining insight into origins than is the attempt to label the parts of a cross-section.

Some of the suggestions I made were, as I pointed out, working hypotheses. All of them will eventually be tested.

M. KLEIN. — Je voudrais, comme vient de le faire M. Benoit revenir sur le paragraphe 2 de la page 19 du manuscrit. Son contenu était peut-être vrai en 1935, mais nous sommes en 1954 et précisément depuis 20 ans se sont développés les travaux essayant de clarifier les régulations hormonales du comportement sexuel et maternel. A l'heure actuelle, les coordinations des données déjà obtenues ne peuvent pas être considérées comme des « oversimplification » (mot sans équivalent en français). L'un des chapitres les plus cohérents et le plus

riche en faits que les endocrinologistes aient édifié est l'étude des facteurs neuro-humoraux de la lactation, dont une date capitale est la découverte du rôle de l'hypophyse antérieure par Stricker et Grueter dans le laboratoire de Pol Bouin à Strasbourg en 1928. Et actuellement, il existe des publications d'ensemble (Folley, Mayer et Klein, Nelson, entre autres, voir les références dans mon rapport) donnant l'inventaire des connaissances sur le mécanisme si complexe de la lactation qui fait partie intégrante du comportement maternel des Mammifères.

Concernant le déclanchement de conduites complexes par des hormones chez des Mammifères qui n'ont jamais pratiqué ces conduites, je me permets de renvoyer à mon rapport et aussi aux remarques que j'ai faites à la suite du rapport de M. Schneirla. L'expérience citée de Kent et Liberman, concernant l'insertion de progestérone dans le cerveau chez le Hamster, ne me paraît convaincante à aucun point de vue. Je connais bien la physiologie génitale de ces Hamsters, sur lesquels j'ai publié des travaux dès 1936. Il reste réservé aux mois et aux années à venir d'élucider sous quelles formes et à quel niveau les hormones stéroïdes agissent sur les organes réactionnels et plus particulièrement sur le système nerveux dans la régulation des comportements chez les Mammifères.

D. LEHRMAN. — Naturally I agree with what you say. I might make two points of clarification, however. First, Riddle's 1935 statement is no different from Tinbergen's statement on the same subject in his book of 1951. I do not think the evidence now permits a confident statement that hormones, in general, affect behavior patterns primarily through their direct action on nervous tissue. I have pointed out several cases in which this is not so, although it might have seemed so *a priori*. As Beach has pointed out, hormones undoubtedly exert their effects on behavior patterns in multiple ways.

Second, I had no occasion here to review the physiology of lactation which, as you point out, has been worked out in admirable detail. I was primarily concerned only with the ways in which lactation, and the animal's responses to lactation, become causes of, and parts of, inter-individual behavior patterns. For this purpose, the most relevant data were those bearing on the relationship between the nervous system, the hypophysis, and lactation and suckling.

Mrs HALDANE-SPURWAY. — M. Lehrman marshals an almost brow beating bibliography, but physiologists continue to support M. Lorenz. To consider the 3 points by which M. Lehrman characterises the ideas of Lorenz's school.

1. Criticism of the word « innate » is necessary. Nevertheless there are elements of behaviour (muscular, ciliary, perceptual, morphogenetic, chromosomal etc.) that are determined at fertilization *if* the zygote subsequently develops in most environments compatible with life, though like all other attributes of the organism they can be subjected to « embryological » experiments.

2. This is the most controversial to a physiologist, but M. Lehrman does not emphasise that the statement « the instinctive act is fully formed centrally » is an argument that it depends remarkably little on exteroception, or Sherringtonian proprioception. It is unfortunate that Lorenz's arguments about instinctive movements should be so largely based on examples that serve a communicatory function by being seen, or are movements made by a group whose members both depend on sight more than tactile stimuli, and perhaps concentrate their central appreciation of proprioception on their flight movements. The basis of Lorenz's ideas is revealed by his choice of the word *releaser* referring to Hughlings Jackson's hypothesis that the function of the higher centres is to inhibit the lower, and that in order to function these latter must be released from cerebral control.

3. M. Lehrman's description of *motivation* is an obvious physiological fact. When an air breathing animal is submerged in water something relevant to the breathing drive arouses an activity which grows in intensity and continues until the animal reaches the surface where there are stimuli which will release the instinctive act of inspiration. The pearl divers of the Indian Ocean know that they must leave the bottom at the first intention movement of inspiration. They believe that no one has made more than three intention movements during a single dive and survived. They believe that the fourth cannot be kept as an intention movement, but that then the central mechanism spontaneously breaks through the inhibitory barriers, even though trivial muscular exertion and a few seconds' delay would bring the diver to the surface; and even though human breathing in air is a reflex!

It is unfortunate that M. Lehrman concentrated on the influence of hormones on the nervous system. These are exceptional metabolic products specialized to provide a system of internal stimuli to the organism. They are ritualized and the evolutionary histories of their production, of the tissues that respond to them, and of their functions confirm the Lorenzian generalizations about the ritualization of muscular movements. The greatness of Lorenz is that he has provided concepts applicable in fields very different from those in which he made his observations.

D. LEHRMAN. — Dr. Lorenz's point is well taken, that similar physiological events in other species of Columbidae will be expressed by different movement patterns. Undoubtedly differences in central nervous organization are relevant to these species differences in behavior. The question of what kind of differences these are, or what role differences in peripheral structures play, cannot be answered at present, since practically no comparative research on these specific problems is yet available. I repeat what I said in response to Dr. Benoit — that my problem here has not been the coordination of the fixed movement —, patterns, but their organization into a pattern such that the

animal's motivational states, and the relationships between motivation and movements, are appropriate to the inter-individual relationships in the species.

Birch's experiment with the rubber collars is certainly not the last woerd on this subject, but I think it unlikely that he has failed to control for the effects of general disturbance of the animal. His control group had a collar of similar weight (but of dimensions which did not prevent self-licking), and were exposed to identical handling, as his experimental group.

XIV

INSTINKT UND TERRITORIUM

par

H. Hediger

Zoologischer Garten (Zürich)

Bis dahin habe ich es stets vermieden, das Wort Instinkt zu verwenden oder gar mich zum Instinktproblem zu äussern. Heute wird es aber immer schwieriger, dem Wort und dem Problem auszuweichen, ja das ist für einen Verhaltensforscher fast unmöglich geworden, wenn man sich nicht auf den Standpunkt von David Lack (1946 S. 189) oder Carl G. Hartmann (1952 S. 99) stellt, nach denen das Wort Instinkt nicht nur unnütz, sondern auch gefährlich und daher nicht anzuwenden sei.

Wenn ich nun auf Grund der freundlichen Einladung von Prof. Dr. P. Grassé mich dazu entschliesse, geschieht das nur unter der Voraussetzung, dass ich das von meinem persönlichen Blickpunkt aus tun darf, also sozusagen vom Zoo aus. Vielleicht schadet es auch nicht, wenn dieses uralte Problem der Verhaltensforschung bezw. der Tierpsychologie, ja der Biologie im weitesten Sinne, von ganz verschiedenen Seiten abgeleuchtet wird.

Unter den Zoologen sind es in erster Linie drei Forscher, welche die Hauptverantwortung dafür tragen, dass die Diskussion um den Instinkt in den letzten Jahren wieder sehr lebhaft eingesetzt hat, nämlich K. Lorenz (1937), N. Tinbergen (1952) einerseits und J. A. Bierens de Haan (1937, 1940, 1942) andererseits. Als ein Hauptergebnis dieses Dialoges zwischen Vertretern von der Auffassung der Starrheit bezw. der Plastizität des Instinktes darf heute wohl die Tatsache festgehalten werden, dass beide scheinbar so gegensätzlichen Behauptungen nach der Meinung beider Parteien insofern zu recht bestehen, als gewisse Komponenten oder Phasen der Instinkthandlung starr, andere plastisch sind. Starr ist die sogen. Endhandlung (der Endinstinkt nach Tinbergen), plastisch hingegen die ihr vorausgehende Appetenzphase im Lorenzschen Sinne.

Dieser Befund gibt also beiden, während langer Zeit für gänzlich unvereinbar gehaltenen Auffassungen recht (Tinbergen 1952 S. 103). Ein männlicher Stichling kann sich unter den verschiedensten äusseren Bedingungen

XIV

LES ASPECTS PHYSICO-CHIMIQUES DES INSTINCTS

par

le Professeur J. B. S. HALDANE
(Londres)

Le sujet que m'a proposé M. Grassé pose évidemment une question fondamentale. Jusqu'à quel point a-t-on le droit de pousser l'analyse cartésienne du comportement animal? Je ne sais. Mais si cette méthode a des limites on ne les trouvera pas par des arguments *a priori*, mais seulement en poussant aussi loin que possible une telle analyse. Si l'on se heurte à des contradictions inconciliables, on abandonnera la tentative ; sans être pour autant défaitiste. Je prends comme devise le mot de Saint Thomas d'Aquin :

Quantum potes tantum aude.

Je me propose donc de me livrer à des spéculations que beaucoup trouveront trop audacieuses, ou mal fondées.

Ma tâche aurait été impossible sans les secours de ma femme, (H. Spurway) qui a un esprit plus hardi que le mien, et qui a observé plus que moi le comportement animal. C'est à elle que je dois beaucoup des idées que j'énoncerai ici.

Toute considération d'instinct doit emprunter certaines notions à la génétique. Si, avec Hérédia, on dit d'un animal,

Il a fait malgré lui le geste héréditaire,

ou si avec Lorenz on parle d'un mécanisme déclencheur inné, on parle un peu la langue de la génétique. Or c'est assez difficile de combiner les notions de la psychologie (ou si l'on préfère ce mot, de l'éthologie) avec ceux de la génétique, pour une raison assez simple (Spurway, 1955). Dans un animal supérieur, il existe un système d'organes propre à subir des changements irréversibles, en rapport avec les événements de la vie de l'animal. C'est le système nerveux central ; et les changements s'appellent la mémoire, le conditionnement, l'apprentissage, etc... Il y a un autre système aussi peu propre que possible à subir des changements irréversibles de ce genre. C'est le système

des gènes. La thèse, dite Mendel-Morganiste mais qui remonte en vérité à Lucrèce, qui soutient que les gènes sont immutables est aussi asymptotique et irréelle que la thèse d'après laquelle le système nerveux ou l'âme se souvient de tout. Mais ces deux thèses ont au moins une valeur heuristique. Donc pour penser à la fois à l'hérédité et à l'expérience, il nous faut un peu de souplesse d'esprit.

Un instinct est une manière d'agir dans certaines conditions du milieu. On pense peut-être surtout aux actions que font les Vertébrés par la contraction des muscles striés. Mais on doit considérer les actions d'autres systèmes. La sécrétion des types différents de soie par une Araignée est un composant de la fabrication de sa toile aussi important que le schéma de la locomotion qui en détermine la forme. Les contractions et expansions des chromatophores d'une Seiche qui effectue sa parade sexuelle sont aussi instinctives que les soulèvements des plumes du Paon.

Je crois qu'on a aussi le droit d'appliquer beaucoup du vocabulaire de l'étude de l'instinct au comportement des Protozoaires, qui n'ont pas de système nerveux dans l'acceptation normale de ce mot. Pour n'en prendre que trois exemples, chez *Euplotes patella* des substances sécrétées par d'autres individus de l'espèce ont une fonction purement excitatoire, chez *Rhabdostyla vernalis* plutôt directive (citations d'après Haldane, 1954). Des *Paramecium bursaria*, en état de se conjuguer mais qui n'en ont pas la possibilité, se livrent à l'autogamie qu'on ne constate pas dans les conditions normales de la vie de cette espèce, tandis que l'autogamie se manifeste comme une « activité vide » dans d'autres espèces de ce genre (Cf. Sonneborn, 1947). Je ne crois pas donc que l'instinct exige, pour se manifester, un système nerveux multicellulaire.

Chez les animaux supérieurs, les actes instinctifs exigent néanmoins une activité assez globale du système nerveux central, et c'est surtout par ce critérium qu'on les distingue des réflexes. Un animal peut respirer tandis qu'il marche ou se bat. Pour un animal à respiration aérienne plongé sous l'eau comme un Canard ou une Baleine, pour un homme enseveli vivant comme je l'ai été, la respiration peut demander une priorité sur toute autre activité. Elle devient un acte instinctif.

On est évidemment très loin de pouvoir donner une analyse satisfaisante d'une activité instinctive. Mais je crois que nous avons la possibilité d'une analyse un peu exacte à trois niveaux. D'abord, il nous faut définir aussi nettement que possible les conditions physiologiques sous lesquelles une telle activité se déroule. Secundo, on doit préciser les excitations des organes récepteurs, les signaux, qui déclenchent de telles activités. Tertio, on doit préciser les mouvements musculaires, sécrétions, mouvements de chromatophores, etc..., de l'activité. Une précision considérable est souvent possible pour l'acte consommateur qui termine une activité instinctive complexe.

De telles analyses sont évidemment le programme de Lorenz. Mais on peut peut-être suivre ce programme sans adopter toutes les constructions de Lorenz et de son école. Au premier de ces niveaux, on parle d'une pulsion, drive, Trieb, au deuxième d'un mécanisme inné déclencheur (innate releasing mechanism, angeborenes auslösendendes Schema), au troisième d'un mouvement endogène (endogenous movement, fixed pattern, Erbkoordination « geste héréditaire »). De tels conceptions, comme le mot « instinct », peuvent cacher le vrai fondement physicochimique de l'activité étudiée.

Des mots comme pulsion, drive, et Trieb, sont pour ainsi dire un peu amphibiens, ni exactement physiologiques ni psychologiques. Des phrases telles qu'*énergie spécifique d'action*, qu'on emploie assez souvent, sont peu concrètes, surtout parce que la source de l'énergie des excitations nerveuses est l'énergie de réactions chimiques que l'on commence à étudier et non pas l'énergie électrique ou mécanique comme celle d'un condensateur ou d'un ressort. Je préfère donc la notion d'une substance excitatrice, susceptible, en principe, de tomber sous le coup de l'analyse chimique. On trouvera cette notion chez McDougall (1928), il l'a émise dès 1913. Je cite quelques phrases. « We are naturally inclined to suppose that this is a case of conversion of potential energy, stored in the tissues in the chemical form, into the free or active form, kinetic or electric or what not ». Il emploie la métaphore d'un réservoir avec une vanne d'écluse (sluice-gate) qui correspond à *l'angeborenes auslösendes Schema* de Lorenz et qu'il localise dans le thalamus. Je suppose donc que la substance excitatrice s'accumule dans une région définie du s. n. c. et que sa concentration tombe quand l'activité instinctive est déclenchée, soit par un signal venu du monde extérieur, soit à titre d'activité vide. En 1937, Lorenz, en 1939 Lorenz et Tinbergen, ont adopté cette notion. Plus tard, ils semblent l'avoir abandonné. Lorenz (1950) paraît employer la notion du réservoir purement à titre de métaphore.

Est-ce que de telles substances existent? Sans aucun doute (Spurway, 1955). Pour la respiration humaine, la substance excitatrice est l'acide carbonique, ou peut-être les ions d'hydrogène, dans le centre respiratoire médullaire. Il est assez facile de le chasser par hyperventilation. Chez la plupart des personnes la respiration cesse pour recommencer quand le niveau de l'acide carbonique artériel dépasse un seuil déterminé à la fois par le niveau d'oxygène dans les sinus carotidiens et par la distension des poumons. Ces deux derniers stimuli agissent sur le centre médullaire par des nerfs propriocepteurs que l'on peut couper ou paralyser. Il existe donc une proprioception chimique dans le centre médullaire, et encore au moins deux autres proprioceptions qui y arrivent par le système nerveux périphérique. Le centre médullaire, le nœud vital de Flourens, fonctionne assez mal en absence des centres du tronc cérébral comme le centre dit pneumotaxique, qui sert à coordonner les mouvements respiratoires.

Prenons un autre exemple. La pulsion que, chez l'homme, on appelle la soif, déclenche des activités qui servent à ramener vers la normale des pressions osmotiques excessives des tissus. La plupart des Vertébrés supérieurs cherchent instinctivement l'eau, pour la boire. Mais un Rat desséché peut chercher l'air humide, une Grenouille desséchée absorbe l'eau par la peau sans boire et, selon Koch (1942), un poisson desséché se dirige vers l'eau

douce. Or, Verney (1947) a trouvé les osmorécepteurs dans le noyau supra-optique de l'hypothalamus et von Euler (1953) a montré qu'en injectant des solutions à pression osmotique élevée dans l'artère carotide, on déclenche des décharges dans cette région. Il est acquis que l'activité de ce noyau provoque la libération de l'hormone antidiurétique de la glande pituitaire postérieure. Il n'est pas sûr qu'elle provoque la soif, mais il est peu probable qu'il existe deux mécanismes chimorécepteurs indépendants avec des fonctions parallèles. La soif, ou l'instinct de chercher et avaler l'eau, dépend aussi des impulsions afférentes dues à la sécheresse de la gorge. La réponse au déséquilibre chimique est assez quantitative. Un Chien ou un Lapin desséché boit, en quelques minutes, à peu près 120 % du volume d'eau perdu, un homme n'en boit que 40 % selon Adolph (1942). Si l'eau est salée ou amère, ils en boivent moins. A cet égard, Le Magnen (1953) a fourni de très belles données sur le Rat.

Or, Lorenz (1950, pp. 252-253) dit que dans une expérience on ne peut mesurer que le stimulus externe et l'activité déclenchée. « The varying internal state of specific excitability », écrit-il « is only accessible to us through the means of these two indicators ». Dans le cas de la soif on peut mesurer directement l'état intérieur et l'activité déclenchée, qui s'accordent très bien.

Je crois qu'il est permis, en prenant comme modèle la réaction d'un animal à la soif, d'émettre l'hypothèse que tout élan (ou état interne d'excitabilité spécifique) est une proprioception dans le sens de Sherrington. Assez souvent c'est surtout une proprioception chimique, qui peut être hormonale. Mais en général, il y aura des autres proprioceptions de tensions musculaires, etc. Cette manière de voir n'est pas trop loin de la théorie de Lange et James (1891) sur les émotions humaines.

Zupančič (1953) croit que les hormones ne réagissent que dans les organes qui les détruisent. Selon cette hypothèse une activité sexuelle quelconque entraînerait la destruction d'une hormone sexuelle ou le produit d'une telle hormone dans une région cérébrale définie, et cette activité ne recommencerait qu'après l'arrivée du sang apportant des quantités nouvelles et suffisantes de cet hormone ou la production dans les cellules nerveuses de la substance excitatrice. Les hormones dites sexuelles peuvent toujours être d'origine adrénocorticale. Cette hypothèse est sans doute trop simple, mais je crois que l'acétyl-choline est tout à fait comme l'esprit animal de Descartes, qui passe des nerfs aux muscles, et provoque leur contraction, le « drive » est une substance définissable du cerveau.

Si cette hypothèse vaut quelque chose, les parties primitives du cerveau, et surtout l'hypothalamus, doivent être hautement différenciées du point de vue biochimique. Or c'est exactement dans l'hypothalamus que l'on a trouvé au moins deux types différents de cellules neurosécrétrices, et que Soulairac (1953) et ses collègues trouvent des effets histologiques localisées des hormones qui influent le comportement sexuel. Mais je crois que ce point de vue paraîtra moins difficile à accepter après une considération du rôle des extérocepteurs.

On distingue les signaux qui évoquent une activité instinctive de ceux qui en évoquent son acte consommateur. Pour l'activité sexuelle, ces premiers sont assez souvent des substances volatiles ou solubles dans l'eau que l'on appelle odorantes, quoiqu'il soit assez téméraire d'assimiler les sensations d'un Poisson, voire d'un Insecte, à celles d'un homme. L'acte consommateur demande en général des signaux tactiles et kinesthétiques. Les Oiseaux et les Primates, y compris l'homme, où l'odorat est peu important pour l'excitation sexuelle, sont des Vertébrés aberrants à cet égard.

Si l'on veut tracer l'histoire évolutive du comportement sexuel des Vertébrés, on doit le faire dériver d'une activité comme la ponte simultanée des Echinodermes et des Tuniciers. Il est hors de doute que cette activité est déclenchée par des substances rejetées dans l'eau de mer par d'autres animaux de la même espèce. Carlisle (1951) a étudié ce phénomène chez les Tuniciers. L'organe chimiocepteur est l'invagination ciliée, homologue à la glande pituitaire des Vertébrés. Quand les produits sexuels d'un individu excitent l'invagination ciliée d'un autre, cet organe sécrète une hormone que l'on peut remplacer par de la gonadotropine, et qui excite le ganglion voisin. Ce ganglion, par voie nerveuse, déclenche la libération de gamètes dans l'eau, et fait cesser la filtration, qui aboutirait au cannibalisme (1). Chez les Vertébrés, la glande pituitaire homologue du « puits » cilié, ou une structure voisine, continue à fonctionner comme chimiocepteur. Mais chez les Gnathostomes elle est devenue un propriocepteur au lieu d'être un extérocepteur. Elle dose les hormones sanguines, y compris les stéroïdes et l'hormone thyroïdienne. On peut même tracer, chez les Cordés, l'évolution de la proprioception chimique. Selon Carlisle (1954), la prolactine déclenche la décharge des gamètes chez un Tunicier, et la spermatogénèse chez un Elasmobranche, tout à fait comme la gonadotropine, tandis que chez les Vertébrés supérieurs ces hormones ont des effets assez différents sur les sécrétions et sur le comportement. On ne connaît pas encore la composition des signaux sexuels interindividuels des Tuniciers. On le sait un peu chez les Mammifères. On y trouve passablement de molécules semblables aux hormones sexuelles stéroïdes (Lederer, 1950 ; Le Magnen, 1953 *a*). Alors qu'une hormone sécrétée par les animaux d'une espèce agit sur ceux d'une autre espèce, les odeurs sexuelles doivent être spécifiques. Le signal spécifique est peut-être souvent un mélange très complexe du point de vue chimique. Malheureusement, les expériences de comportement à l'égard de substances odorantes pures manquent presque complètement depuis l'œuvre de Howlett (1912) sur des espèces de *Dacus*.

Selon les idées de l'école de Lorenz, un stimulus externe agit sur un récepteur. Le récepteur agit sur un mécanisme déclencheur inné. Si l'énergie spécifique d'action, due aux hormones, etc..., est assez haute, une action instinctive est déclenchée. Ce point de vue ne s'accorde pas facilement avec

(1) M. Dodd, de l'Université de Saint Andrews, me dit que les conclusions de Carlisle ne sont valables que pendant l'hiver. En été, il y a souvent un débit journalier de gamètes.

les données de Le Magnen (1952). Les hommes, garçons, fillettes et femmes châtrées ne perçoivent pas l'exaltolide (pentadécanolactone) ou ne le perçoivent guère, tandis que pour une femme normale ou un homme injecté d'œstrone, cette substance a une forte odeur musquée. Il paraît que l'hormone agit non seulement sur des structures centrales mais sur les cellules périphériques en abaissant leur seuil d'excitation. De telles possibilités existent au moins pour d'autres sens.

Ces faits donnent à penser que les actions centrale et périphérique de telles substances ont une origine évolutive commune et que l'on a le droit de les comparer. On peut même dire que chez beaucoup d'espèces, leurs instincts sexuel et alimentaire exigent à la fois des proprioceptions et les extéroceptions chimiques, et que la signalisation entre individus est plus ancienne que la proprioception hormonale et même la transmission neuro-musculaire (Haldane, 1954).

Je ne doute pas que la génétique nous donnera des renseignements précieux sur ces questions. En voici un exemple, les poules sauvages ont l'instinct de couver, lequel manque chez beaucoup de races domestiques. Cette absence est héréditaire, mais la génétique en est très compliquée. Dans certaines races, elle est due à une gène récessive autosomale, dans d'autres à une gène liée au sexe (Hutt, 1949). Sans doute, l'instinct de couver dépend-il de la production de la prolactine par la glande pituitaire, mais les injections de prolactine font couver certains Chapons et pas d'autres. Il y a donc probablement des différences congénitales de la réponse à la prolactine, comme les différences bien étudiées des seuils des follicules des plumes à l'égard des hormones sexuelles.

Pour la faim, on doit noter les données remarquables de Mayer (1953) et ses collègues. Chez les Souris, on trouve un génotype récessif très gras. Ces Souris sont obèses parce qu'elles mangent plus que les normales. Il paraît que la cause de la faim exagérée est l'hypersécrétion par les cellules alpha du pancréas d'une hormone, autre que l'insuline, agissant sur l'hypophyse. Il paraît aussi, sans doute, que des troubles du comportement précédent l'obésité.

J'insiste sur ces cas parce qu'il est assez facile de changer les instincts par la sélection. Rendel (1945) l'a fait dans mon laboratoire en cinq générations chez une Drosophile. A mon avis, c'est même souvent plus facile de changer un instinct que la forme ou la taille d'un organe, et la comparaison anatomo-physiologique des races à instincts divers doit fournir des données précieuses sur leur base physico-chimique.

L'homme a un odorat très faible, tandis qu'il voit et entend assez bien. Nous savons donc beaucoup plus sur les signaux visuels et auditoires que sur les signaux chimiques. On a même des données quantitatives sur les signaux visuels, grâce surtout à Tinbergen et Perdeck (1950). On postule donc un mécanisme cérébral correspondant au dessin visuel qui donne la réponse optima. Dans certains cas, ce mécanisme déclenche, ou laisse opérer, une suite de mouvements de détermination endogène. Dans les mots de Lorenz et Tinbergen (1939, p. 4) « die Form der ausgelösten Bewegungen von derjenigender auslösenden Reize unabhangig ist ». En de tels cas, on a le droit de parler d' « Auslöser ». Plus tard, Tinbergen a admis que certains signaux peuvent être directifs. L'animal stimulé se dirige, ou dirige son bec ou n'importe quel autre organe, vers un point spécial du signal.

Mais de telles formulations ne suffisent pas à décrire les faits acquis par von Frisch (1952). Quand une Abeille a trouvé une source de nourriture à moins de 50 mètres de la ruche, elle danse en rond. Cette danse est un *Auslöser* dans le sens de Lorenz. Elle détermine un vol dans n'importe quelle direction. Mais quand la distance s'accroît, cette danse passe graduellement à la danse frétillante, qui déclenche un vol dans une direction donnée, à une distance donnée. La précision est assez grande pour mériter l'appellation de langage. Je crois que l'*Auslöser* simple et le langage inné ne représentent que les deux pôles d'une gamme de signaux, et que chez les Mammifères, on trouve assez souvent une étape intermédiaire. Il est au moins sûr que toute théorie de l'instinct qui néglige les données de von Frisch est assez incomplète.

La thèse d'après laquelle la forme du mouvement d'origine endogène ne dépend pas du degré de stimulation interne est également insoutenable. Pour citer Soulairac et ses collègues sur le comportement sexuel des Rats (1943). « Il existe une indépendance relative des différents éléments moteurs de ce comportement chez le Rat normal ». Ces éléments dépendent de stimulations endocrines différentes.

Comment doit-on imaginer ce mécanisme cérébral? Il serait sans doute possible de construire une machine pour ouvrir un bec à l'apparition d'une tache rouge sur un rectangle jaune comme le fait un Poussin de *Larus argentatus*, mais nous avons des raisons de croire que le mécanisme cérébral est assez différent. Dans les mots d'Adrian (1954 *a*). « What we can learn from the machines is how our brains must differ from them ! » Je ne crois pas que le mécanisme d'un mouvement instinctif soit tout à fait différent de celui d'une habitude acquise. Croit-on, par exemple, que le vol d'une Abeille qui va vers une fleur après avoir suivi une danse soit guidé par des mécanismes tout à fait différents de celles qui la guident après l'avoir visité? Selon une telle hypothèse l'acquisition évolutive des instincts devient tout à fait incompréhensible.

Le perfectionnement des organes récepteurs accroît évidemment les capacités d'information, facilitant ainsi une adaptation plus précise du comportement.

Mais les systèmes centraux accueillant les informations pour en permettre l'utilisation jouent un rôle non moins important : les développements considérables des centres olfactifs chez divers Mammifères, des ganglions optiques chez les Céphalopodes et les Abeilles, entre autres, interviennent à la base des activités fondées sur les informations olfactives ou visuelles.

Toute théorie de l'origine évolutive des instincts doit tenir compte du fait que les castes stériles de beaucoup des insectes sociaux ont des comportements instinctifs qui n'ont jamais existé dans leurs ancêtres sexués. L'expli-

cation lamarkienne est donc impossible. Mais je suis assez lamarkien pour croire que, sauf dans des cas rarissimes, tout comportement instinctif a apparu comme un comportement appris ou acquis par un précurseur. Ce précurseur a souvent été un aïeul, mais chez les Insectes sociaux, une tante ou un oncle. Si la possibilité d'acquisition d'une habitude utile existe, tout changement génétique qui facilite son acquisition aura une valeur sélective. Beaucoup d'Oiseaux doivent apprendre le chant propre à leur espèce (Heinroth, 1926). Mais dans certaines de ces espèces au moins, comme *Fringilla cœlebs* (Poulsen, 1951 ; Thorpe, 1954), existe une aptitude innée à imiter le chant de leur propre espèce. Je crois qu'on a là une étape intermédiaire entre la situation d'*Homo sapiens*, qui, enfant, peut apprendre n'importe quelle langue, et celle des Oiseaux à chant inné, comme *Emberiza schœniclus*. Notons d'ailleurs que chez *Fringilla*, il est tout à fait possible que l'on observe un comportement instinctif ancestral en train de devenir malléable par l'expérience.

Si l'on admet avec Spurway-Haldane (1954) une telle origine pour le comportement instinctif, son mécanisme peut être aussi insaisissable que celui des habitudes acquises des Mammifères. Comme Lashley (1950), surtout, l'a montré, de tels mécanismes ne sont pas localisés. Remarquons d'ailleurs que si les mémoires étaient dues à des engrammes localisés, toute tentative d'explication matérialiste de la conscience humaine serait impossible. L'unité de la conscience me paraît être un fait corrélatif de cette interpénétration de réseaux neuroniques desservant des fonctions diverses. Si une telle interpénétration n'existe pas chez une espèce quelconque, on aura peut-être le droit de lui dénier la conscience et de l'assimiler à un mécanisme cartésien. Notons d'ailleurs que ces spéculations ne sont pas d'ordre métaphysique. Si les mécanismes innés de déclenchement ont une localisation bien déterminée, comme dans les schémas de Tinbergen, on a la possibilité de les détruire par une intervention minuscule qui ne détruirait pas les réflexes conditionnés ou les habitudes acquises.

Passons au schéma moteur ou Erbkoordination. Un mouvement instinctif peut être assez constant. S'agit-il d'un schéma moteur ou d'un schéma proprioccepteur? Est-ce qu'on a même le droit de faire une telle distinction ? Lorenz et Tinbergen (1939) doutaient du rôle de la proprioception dans les actions instinctives hautement différenciées. Certes, dans le cas qu'ils ont étudié, la remise des œufs dans un nid par une Oie couveuse, l'action n'est guère modifiée quand on change la masse de l'œuf. Mais dans ce cas là, les muscles antagonistes se contractent ensemble jusqu'à faire trembler l'Oiseau tout entier. La proprioception ne serait pas très différente pour un œuf pesant ou léger. Sans entrer dans la discussion du rôle des proprioccepteurs dans la nage des Poissons, où Lissmann (1946) semble avoir prouvé contre von Holst le rôle capital de la proprioception, pensons à la respiration des Mammifères. Sans doute, y a-t-il un rythme médullaire autonome. Mais la respiration est fortement ralentie si l'on coupe les nerfs proprioccepteurs, les vagi et les racines dorsales thoraciques. Dans l'animal normal, la stimulation des proprioccepteurs

termine l'inspiration avant que les poumons soient gonflés au maximum (Voir bibliographie chez Haldane et Priestley, 1935).

Si l'on admet la validité de la méthode comparative, on doit tenir compte que chez un Triton la respiration aérienne dépend de la proprioception chimique et de la déflation des poumons (Spurway et Haldane, 1953). Une rythmicité endogène manque complètement. Cette rythmicité, assez frappante chez les Vertébrés supérieurs, est donc quelque chose d'ajouté à la respiration primitive au cours de l'évolution.

Le cas du vol est encore plus frappant. Spalding (1875) a montré que c'est instinctif. Toute considération du vol doit tenir compte d'une observation fondamentale de Maynard Smith (1952) : Un avion pour être stable nécessite que les petites oscillations dans le plan sagittal soient amorties. Les Ptérosauriens primitifs comme *Rhamphorhynchus*, les Oiseaux primitifs comme *Archaeopteryx*, et peut-être les Palaeodictyoptera étaient stables dans ce sens. Les deux premiers avaient une longue queue raide se terminant en un plan horizontal. Les Ptérodactyles, les Oiseaux actuels, les Chauve-souris, et la plupart des Insectes, n'étaient pas ou ne sont pas stables dans ce sens. Leur instabilité leur donne une vitesse de manœuvre que tout pilote d'avion doit envier. Mais à tout instant, ils doivent corriger leurs déviations, grâce à une proprioception très aiguë. Hollick (1940) a montré que les haltères sont les principaux organes proprioccepteurs des Diptères. Une Mouche dépourvue d'haltères bat des ailes, et tombe toujours jusqu'au moment où on lui colle une plume minuscule ou un fil de coton au ventre pour lui donner une stabilité mécanique. Je suppose que l'*Archaeopteryx* avait l'instinct de voler, mais il a fallu des millions de générations pour développer la proprioception nécessaire au vol avec une courte queue.

S'entendre chanter ou crier, c'est une proprioception. Est-ce que le son émis par un Oiseau dépend d'un schéma moteur, proprioceptif auditoire ou kinesthétique? Y a-t-il des différences à cet égard entre les Oiseaux qui doivent apprendre un chant ou un cri, et ceux qui ne doivent pas? Chez l'Homme on pourrait penser que la proprioception auditive n'était pas très importante, une fois qu'on avait appris à parler, parce que les Hommes devenus sourds ne deviennent pas muets. Mais des expériences sur la fausse proprioception auditive démontrent le contraire. Si, avec un appareil spécial, on répète les mots dans un délai d'un dixième de seconde, le parler devient très difficile ou impossible. Schwarzkopf (1949) a trouvé que *Pyrrhula pyrrhula*, Oiseau à chant inné selon Heinroth, continue à chanter presque normalement après extirpation des oreilles internes, mais que sa note d'appel, note apprise, se détériore lentement. Ces expériences appuient la thèse de Lorenz. Mais on n'a pas opéré sur des Oiseaux tout jeunes, et on n'a jamais répété sur les Oiseaux les expériences de fausse proprioception faites sur l'Homme. Je crois donc que la question reste ouverte, et que l'on trouvera peut-être de grandes différences entre espèces voisines.

La génétique nous offre aussi des moyens de résoudre de tels problèmes. J'ai une Chatte blanche et sourde qui ronronne normalement, sans jamais

miauler, tandis que Weiss (1952) trouvait qu'une Chatte isolée au deuxième jour de sa vie commençait à miauler au vingt-deuxième. Je ne suis pas prêt à fonder une théorie sur une seule Chatte, mais de telles observations sont à refaire.

Encore un cas, subjectif sans doute. La volupté humaine la plus intense, c'est-à-dire la volupté sexuelle, est une proprioception. Tout acte qui mène à cette proprioception peut devenir habituel. Bastock, Morris et Moynihan (1953) ont insisté sur l'importance des proprioceptions consommatrices dans le comportement animal. Si la proprioception joue un rôle peut-être capital, au moins considérable, dans les mouvements instinctifs dits endogènes, leur base physique neurologique sera assez difficile à trouver. Il sera même peut-être inextricablement mêlé avec celle du schéma « *auslösend* ».

Haldane et Spurway (1954) ont dernièrement soutenu cette thèse pour le comportement des Abeilles. D'abord, ils croient qu'une Abeille qui en suit une autre dans la danse imite les mouvements de la danseuse et reçoit ainsi des signaux kinesthétiques. Puis ils postulent une équivalence kinesthétique entre telle danse et tel vol. De telles équivalences existent. Un Homme qui peut écrire avec la main droite, peut écrire dans le sable, les yeux fermés, avec le pied, quoique assez grossièrement. Et l'équivalence kinesthétique des danses dans le plan horizontal et le plan vertical n'est pas une propriété spéciale de la danse, comme M. von Frisch vient de nous le dire. Il est possible que partout le symbolisme des *Auslöser* soit moins arbitraire qu'on l'a cru.

Quand il s'agit des signaux visuels, il semble d'abord que le développement d'une structure ou d'un dessin à fonctions signalisatrices, disons le ventre rouge d'*Erithacus rubecula* ou de *Gasterosteus aculeatus*, et du schéma inné cérébral qui y répond, doivent être d'origine absolument indépendante. Mais Dalcq (1951) note que les dessins extérieurs des Vertébrés, et surtout la répartition du pigment, sont dus à des cellules qui émigrent de la crête neurale pendant l'embryogénèse. Est-ce que le même processus pourrait donner lieu à la forme aperçue et au mécanisme qui y réagit? Dalcq émet cette hypothèse sous une forme qui est un peu trop vitaliste pour mon goût. Elle est peut-être fausse. Mais une hypothèse même fausse peut être fructueuse si elle suggère des observations ou des expériences à faire. Du point de vue évolutif, on pourrait peut-être suggérer une origine commune aux mouvements bien connus des cellules chromatophores et à la formation, encore hypothétique, de synapses nouvelles que l'on a postulé comme explication physique de l'acquisition de nouvelles habitudes.

Des changements d'ordre génétique peuvent, sans doute, éliminer le signal en troublant la formation des pigments, ou la réponse en troublant l'organisation cérébrale. Je suppose qu'un *Erithacus* récessif à poitrine blanche pourrait bien s'exciter à une poitrine rouge. Mais qu'est-ce qui arrive après un croisement d'espèces? Est-il possible, par exemple, en croisant des espèces de Canards, d'obtenir des animaux qui combinent les plumes signalisatrices d'une espèce avec les réponses innées de l'autre? On ne peut pas espérer obtenir de tels animaux dans la première génération. Malheureusement à Slimbridge, en Angleterre, on mange assez souvent les Oiseaux hybrides! Peut-être fera-t-on de telles expériences en France ou, comme Lorenz vient de le proposer, en Allemagne. Je ne tiens pas très sérieusement à l'hypothèse de Dalcq, mais je la crois assez intéressante pour mériter des tentatives pour l'infirmer.

A quelle vue sur le système nerveux central arrive-t-on si on suit ces pensées? Elle est assez loin des diagrammes de Tinbergen (1951), auxquels, nous devons le reconnaître, il n'accorde pas de réalité anatomique, mais qui ressemblent trop, au gré de ma femme, à la surface ventrale d'un billard automatique. D'abord il faut les inverser. Les « centres supérieurs » de Tinbergen sont peut-être des régions du tronc cérébral où, comme dans le nœud vital, on trouve à la fois des chimiocepteurs spécifiques et les terminaisons de fibres proprioceptives viscérales comme celles du nerf pneumogastrique. De telles idées s'imposent actuellement aux neurologistes. Je cite encore Adrian (1954 *b*). « I have been forced to realise how nervous elements which look much the same may differ greatly in their chemical sensitivity ». Il n'est guère douteux que des substances excitatrices s'accumulent à ce niveau-là. Elles peuvent bien s'accumuler à d'autres niveaux.

Je pense surtout aux données de Vogt (1954) sur la distribution dans le cerveau de substances à activité pharmaco-dynamique. Il s'agissait de l'acétylcholine, l'adrénaline, la nor-adrénaline, l'histamine, la sérotonine, la substance peptidique P, et des hormones de l'hypophyse postérieure. Voici une de ses conclusions « From the point of view of the manufacture of pharmacologically active compounds it [the hypothalamus] is the most versatile part of the central nervous system so far recognized ».

Les arguments déjà donnés donnent à croire que la localisation des autres étapes d'un acte instinctif sera bien difficile, et qu'il est peut-être impossible d'en séparer les divers éléments. Pour moi, le problème de l'émancipation des mouvements, qui a tant troublé Tinbergen (1951), n'existe guère. Le fait qu'un schéma de mouvements, disons la relaxation des muscles antagonistes d'un muscle en contraction, peut être au service de milliers de mécanismes cérébraux différents, est depuis cinquante ans un des faits acquis centraux de la neurologie. Je ne suis donc pas surpris quand une action un peu plus compliquée, le nettoiement des plumes par exemple, développée au service d'un certain instinct, passe sous le contrôle d'un autre.

On dira peut-être que je n'ai fait que soulever des polémiques à l'encontre des idées du Professeur Lorenz. Bien au contraire, je crois, en contradiction avec Lehrman (1953) que ces idées doivent être intégrées dans toute théorie de l'instinct. Voilà justement pourquoi les critiquer peut servir à quelque chose. Évidemment toute activité instinctive a son ontogénèse. Lehrman insiste sur le fait qu'un Poussin fait des mouvements avant d'éclore. Il apprend, si vous le voulez, la coordination musculaire. Mais il a un système nerveux apte à coordonner les mouvements du bec et du cou, selon les caractéristiques de sa famille, et c'est là le capital. Les faits d'embryologie ne nient pas l'ana-

tomie de l'adulte et son déterminisme héréditaire, même si l'on peut produire des monstres par intervention au cours du développement.

Je trouve que certaines des idées de Lorenz sont peut-être un peu trop simplifiées et que d'autres pourraient être un peu précisées. Sans doute, j'ai tort à certains égards. Peut-être comme élève de Sherrington, j'exagère un peu l'importance de la proprioception. Mais je finis en disant à M. Lorenz,

Bist Du gehemmt, dass neues Wört Dich stört,
Willst Du nur hören, was Du schon gehört,
Dich störe nichts, wie es auch weiter klinge,
Schon längst bekannt der wunderbarsten Dinge.

BIBLIOGRAPHIE

1953. ADOLPH (E. F.). — *Physiological Regulations.* (Lancaster, Penn.)
1954 *a.* ADRIAN (E. D.). — *Proc. Roy. Soc. B.*, vol. 142, p. 1-8.
1953 *b.* ADRIAN (E. D.). — *Brit. Med. Journ.*, p. 237-239.
1953. BASTOCK (M.) MORRIS (D.) et MOYNIHAN (M.). — *Behaviour*, vol. 6, p. 66-84.
1951. CARLISLE (D. B.). — *Journ. exp. Biol.*, vol. 28, p. 463-472.
1954. CARLISLE (D. B.). — *Jour. mar. biol. ass.*, vol. 33, p. 65-68.
1951. DALCQ (A.). — « *Aspects of Form* » 91. (London).
1954. HALDANE (J. B. S.). — *L'Année Biologique*, Tome 30, p. 89-98.
1954. HALDANE (J. B. S.) et SPURWAY (H.). — *Insectes Sociaux*, Tome I, p. 247-283.
1935. HALDANE (J. S.) et PRIESTLEY (J. G. P.). — *Respiration.* (Oxford.)
1924-1926. HEINROTH (O.) et HEINROTH (M.). — *Die Vögel Mitteleuropas*, (Berlin.)
1940. HOLLICK (F. S. J.). — *Phil. Trans. Roy. Soc. B.*, vol. 230, 357-390.
1912. HOWLETT (F. M.). — *Trans. ent. soc. London.*, p. 412.
1949. HUTT (F. B.). — *Genetics of the Fowl.* (London.)
1891. JAMES (W.). — *Principles of Psychology.* (London.)
1942. KOCH (H. J.). — *Ann. Soc. Zool. Belg.*, vol. 73, p. 57.
1950. LASHLEY (K. S.). — *Symp. Soc. exp. Biol.*, vol. 4, p. 454-482.
1950. LEDERER (E.). — *Fortschritte der Chemie Organischer Naturstoffe*, vol. 6, p. 87-153.
1953. LEHRMAN (D. S.). — *Quart. Rev. Biol.*, vol. 28, p. 337-363.
1946. LISSMANN (H. W.). — *J. exp. Biol.*, vol. 23, p. 162-176.
1937. LORENZ (K. Z.). — *Folia Biotheoretica* 2.
1950. LORENZ (K. Z.). — *Symp. Soc. exp. Biol.* vol .4, p. 221-268.
1939. LORENZ (K. Z.) et TINBERGEN (N.). — *Zeit. Tierpsychol.*, vol. 2. p, 1-29.
1952. LE MAGNEN (J.). — *Arch. Sci. Physiol.*, vol. 6, p. 125.
1953 *a.* LE MAGNEN (J.). — *J. Physiol.*, vol. 45, p. 285-326.
1953 *b.* LE MAGNEN (J.). — *C. R. Soc. Biol.*, vol. 147, p. 1675-1680.
1928. MCDOUGALL (W.). — *An Outline of Psychology.* (London.)
1953. MAYER (J.). — *Physiol. Rev.*, vol. 33, p. 472-508.
1952. MAYNARD SMITH (J.). — *Evolution*, vol. 6, p. 127-129.
1951. POULSEN (H.). — *Behaviour*, vol. 3, p. 216-227.
1945. RENDEL (J. M.). — *J. Genet.*, vol. 46, p. 287-302.
1949. SCHWARZKOPF (J.). — *Z. vergl. Physiol.*, vol. 31, p. 527-608.
1947. SONNEBORN (T. M.). — *Advances in Genetics*, vol. 1, p. 263-358.
1953. SOULAIRAC (A.), DESCLAUX (P.), SOULAIRAC (M. L.) et TESSEYRE (J.). — *J. Physiol.*, vol. 45, p. 527.
1875. SPALDING (D.). — *Nature*, vol. 12, p. 507-508.
1955. SPURWAY (H.). — *J. Genet*, vol. 53, p. 325-362.

1953. SPURWAY (H.) et HALDANE (J. B. S.). — *Behaviour*, vol. 6, p. 1-34.
1954. THORPE (W. H.). — *Nature*, vol. 173, p. 465-468.
1951. TINBERGEN (N.). — *The Study of Instinct.* (Oxford).
1950. TINBERGEN (N.) et PERDECK (A. C.). — *Behaviour*, vol. 3, p. 1-38.
1947. VERNEY (E. B.). — *Proc. Roy. Soc. B.*, vol. 135, p. 25-105.
1953. VON EULER (C.). — *Skand. Arch. Physiol.*, vol. 29, p. 133.
1952. VON FRISCH (K.). — *Structure et Physiologie des Sociétés animales*, p. 271-292 (Paris.)
1954. VOGT (M.). — *Jour. Physiol.*, vol. 123, p. 451-481.
1952. WEISS (G.). — *Zeit. Tierpsychol.*, vol. 9, p. 451-462.
1953. ZUPANČIČ (A. O.). — *Skand. Arch. Physiol.*, vol. 29, p. 63-71.

DISCUSSION

M. KLEIN. — Je voudrais tout d'abord dire à Mr. Haldane tout le plaisir que j'ai eu à lire, puis à entendre son rapport où l'on retrouve si bien la notion d'intégration due à Sherrngton dont Mr. Haldane nous rappelle avoir été l'élève.

L'hypothèse de Zupancic invoquée par Mr. Haldane est intéressante, et il y a des exemples concrets montrant que les hormones sont métabolisées dans les organes réactionnels. Mais, ainsi que nous l'indiquions ce matin dans la discussion du rapport de Mr. Lehrman, il reste encore beaucoup de chemin à parcourir, avant de savoir sous quelle forme et à quel niveau anatomique, les hormones sexuelles exercent leur action sur le système nerveux central.

Monsieur Haldane voudrait-il nous préciser ce qu'il entend par schéma proprioceptif?

Le cas d'une chatte blanche et sourde émettant des sons caractéristiques est fort intéressant. Est-ce que ce ne serait pas un cas de la maladie de Lobstein, si importante en génétique humaine et dont il serait intéressant de collectionner les cas chez les animaux.

Pour finir, je voudrais exprimer une légère surprise d'avoir trouvé le mot *miraculeux* dans un texte signé de Mr. Haldane.

M. HALDANE. — Il faut évidemment donner des précisions sur ma chatte blanche Mitsou. Elle a des yeux jaunes. Elle a donné des petits blancs et rubis. Elle est donc hétérozygote pour le gène dominant blanc. J'ai dû la faire châtrer pendant la guerre parce qu'il n'y avait aucun moyen de trouver des domiciles pour ses petits. Elle a probablement une anosmie partielle. Quand on rapporte du poisson emballé elle ne s'y intéresse pas comme mes autres chats. Elle paraît ne pas s'entendre crier. Si elle veut qu'on lui ouvre une porte, elle peut pousser un cri, mais au lieu d'en pousser une série, elle a l'habitude de baisser la tête et de faire un soubresaut en frappant la porte avec son dos. Elle a peut-être d'autres anomalies du comportement. C'est seulement à l'âge de 9 mois qu'elle a commencé à étendre ses griffes et je crois qu'elle les manie maintenant avec moins de souplesse que la plupart des chats. Elle a actuellement 14 ans donc

il y aura peut être une opportunité, malheureusement assez proche, d'en faire un examen histologique. Mais j'insiste sur le fait que malgré ses limitations sensorielles, elle n'est pas stupide. Du point de vue social, elle domine les autres chats, et a partagé le lit de M. Lorenz.

Je suis sûr que j'ai mal choisi beaucoup de mes mots français. A « miraculeux », on pourrait substituer « bien difficile à croire ».

M. LORENZ. — Die Vorstellung, dass jenes « Etwas », das während der Ruhe einer Instinkbewegung kumuliert, durch ihren Ablauf aber zerstört wird humoraler Natur sei, ist mir keineswegs fremd. Die weitgehende Analogie zu dem Modell der Atmung, insbesondere zu der Wirkung der CO_2, die die Automatie des Zentrums positiv beeinflusst und die ihrerseits in ihrer Konzentration durch die effectorische Leistung des Zentrums herabgesetzt wird, ist uns keineswegs entgangen. Die Annahme von aktivitätsspezifischen Erregungsstoffen, auf deren jedem eines der hypothalamischen Instinktzentren anspricht, deren Existenz R. v. Hess nachgewiesen hat, war eine meiner Lieblingshypothesen, obwohl mir immer klar war, welche Schwierigkeiten ihr entgegenstehen. Prof. Haldane hat ja schon darauf hingewiesen, dass man eine sehr grosse Specificität des chemischen Ansprechens dieser Zentren annehmen müsste. Dazu käme aber noch, dass man eine noch meist schwerer vorstellbare chemische Wirksamkeit von einzelnen Bewegungsweisen annehmen müsste. Jede Instinktbewegung mit autonomer Staubarkeit v. Fluctuation des Schwellenwertes müsste ja die Konzentrationen des für sie spezifischen Erregungsstoffes in ähnlicher Weise beeinflussen, wie die Atmung dies mit der Konzentration der CO_2 tut. Trotz dieser enormen theoretischen Schwierigkeiten habe ich an dieser Hypothese festgehalten, bis Tinbergens Entdeckung der Uebersprungbewegung berücksichtigt werden musste. Seine Hypothese über die Entstehung von Uebersprungbewegungen war für mich sofort völlig überzeugend. Ich ärgerte mich geradezu, auf etwas so Einleuchtendes nicht selbst gekommen zu sein. Die neuesten Ergebnisse von Jersel u. Levenster haben die Richtigkeit der Tinbergen'schen Vorstellungen schlagend bestätigt. Es konnte quantitativ gezeigt werden, dass die Uebersprungbewegung durch ihren Ablauf die aktivitätsspezifische Bereitschaft zu der autochthonen Instinktbewegung herabsetzt in qualitativ gleicher Weise. Dies spricht meines Erachtens sehr dafür, dass nicht das kumulierte « Etwas » fur eine bestimmte Aktivität spezifisch ist, sondern — wenn ich den psycho-hydraulischen Modellgedanken gebrauchen darf — vielmehr nur das Reservoir in dem jenes « Etwas » sich ansammelt. Die Tatsachen, die man heute über die Uebersprungbewegungen weiss, müssen zweifellos von jeder Hypothese berücksichtigt werden, die eine Erklärung der Kumulation der « action-specific potentiality » anstrebt.

M. HALDANE. — Je ne vois pas que les faits sur la respiration contredisent l'hypothèse du réservoir. J'ai eu des hyperpnées provoquées par la chaleur qui ont tant chassé d'oxyde de carbone de mon corps que j'ai émis une urine non seulement alcaline mais si pleine de bicarbonate qu'elle moussait comme du champagne si l'on ajoutait de l'acide chlorhydrique. On a vu des choses semblables chez les hyperpnées dites hystériques.

Je ne sais pas exactement comment M. Lorenz envisage maintenant les connexions neurologiques. Je ne vois pas, moi, de raison d'abandonner le schéma de Hughings Jackson que j'ai appris étant étudiant. Les parties inférieures du cerveau, y compris les centres hypothalamiques, commencent à opérer au moment où l'inhibition naissant dans les parties supérieures (le cortex chez les Mammifères) cesse pour une cause quelconque. Le déclenchement dans le sens de Lorenz, c'est précisément la cessation de cette inhibition normale. Les centres inférieurs selon moi, continuent à opérer jusqu'au moment de l'épuisement de leur substance excitatrice. Le même épuisement ou une fatigue locale doit opérer si l'inhibition cesse pour des motifs autochtones ou bien pour des motifs allochtones (activités de déplacement). Selon cette hypothèse le déplacement est un phénomène cortical ou au moins au-dessus du tronc cérébral.

Je crois, d'ailleurs, que l'on groupe dans la même catégorie des phénomènes dont la base physicochimique est assez disparate. Mais je ne vois aucune raison pour abandonner la thèse sur les réservoirs comme hypothèse provisoire.

M. VON FRISCH. — Dr. Haldane hat die gefährliche Frage angeschnitten, wie die Instinkte erworben worden sind. Ich kann mir nicht vorstellen, dass die ungemein verwickelten Handlungsweisen der Honigbienen allein durch Selektion entstanden sind. Lamarckistische Deutungsversuche begegnen der Schwierigkeit, dass die Arbeiterinnen unfruchtbar sind. Man kann von einem Teil ihrer Instinkte, aber gewiss nicht von allen annehmen, dass sie sich phylogenetisch früher entwickelt haben als die Unfruchtbarkeit der Arbeiterinnen. Ich glaube, dass Dr. Haldane das Wort « wunderbar », das zu streichen et sich soeben bereit erklärt hat, an dieser Stelle wieder einsetzen sollte.

M. HALDANE. — Ma femme et moi venons de discuter cette question dans un article qui est actuellement sous presse dans le Bulletin des *Insectes Sociaux*. Une des découvertes fondamentales du Professeur Von Frisch est celle des danses en rond chez les Abeilles, qui sont des « *Auslöser* » purs et non des directrices, et de la transition continue entre ces danses et les autres qui signalent la direction et la distance du but avec une très grande précision. Eh bien, c'est cette transition graduelle qui nous permet de croire, au moins provisoirement, à une transformation évolutive graduelle de la danse déclenchante en danse directrice.

M. KLEIN. — Je crois que l'on peut donner entière satisfaction à M. von Frisch et conserver le mot « wunderbar » en le traduisant en français, non pas par miraculeux, mais par merveilleux.

XVI

LA RÉGULATION DES ACTIVITÉS INTSINCTIVES CONSIDÉRÉE SURTOUT CHEZ LES INSECTES

par

PIERRE-P. GRASSÉ

(Paris)

Le problème de la régulation des instincts en fonction des conditions extérieures a été traité de façons très diverses et se présente aujourd'hui comme extrêmement embrouillé. Il est difficile de mettre de l'ordre dans la masse de documents que livre la littérature biologique. Ils sont d'ailleurs de valeurs inégales. J'en ai éliminé un grand nombre et j'ai surtout considéré ceux que j'ai pu connaître soit directement par mes propres recherches, soit par l'intermédiaire de travaux exécutés dans mon laboratoire.

Je rappellerai tout d'abord que les manuels classiques de psychologie, citant abondamment les travaux de J.-H. Fabre, accordent à l'instinct, parmi ses caractères essentiels, l'immuabilité. La conduite instinctive ne serait pas susceptible de changer. Son caractère fatal l'opposerait à la conduite dite « intelligente », soumise d'une façon constante au contrôle d'une autorité supérieure, la raison.

Il est exact que les actes instinctifs se déroulent selon un scénario qui, au moins dans ses grandes lignes, demeure invariable. Mais, alors que les activités corporelles possèdent, à un haut degré, la facultè d'adaptation et pour tout dire de régulation, le comportement inné en serait-il privé? A une telle question, il est loisible de répondre par oui ou par non selon qu'on se réfère à tels ou tels faits. Les disputes des anciens auteurs apparaissent sans grand objet si l'on veut bien considérer la réalité sous ses multiples aspects et non sous l'angle d'une seule doctrine. Le recours aux faits est ici, comme toujours en biologie, le moyen de projeter quelque lumière sur un problème réellement très difficile.

Qui dit régulation dit retour à une situation considérée comme normale et de laquelle l'animal ne peut sortir sans courir des risques plus ou moins

graves. Les moyens que possède l'organisme de rétablir son équilibre, soit entre ses diverses fonctions, soit entre celles-ci et le milieu, sont d'une grande diversité. L'homéostasie des Vertébrés à l'égard de leur milieu intérieur n'en est qu'un cas particulièrement bien étudié mais pas autre chose.

Si l'on considère le comportement comme le prolongement ou mieux l'extériorisation motrice des fonctions internes, on est amené à admettre qu'il doit, au même titre que ces dites fonctions, jouir de facultés régulatrices. Mais lorsqu'il s'agit de la conduite, le problème de la régulation se présente sous un aspect particulièrement complexe. Pour qu'il y ait régulation faut-il qu'il y ait apparition *ex nihilo* d'un comportement foncièrement nouveau que l'animal n'aurait jamais manifesté auparavant? L'inné ne pourrait-il être corrigé que par l'acquisition de réactions conditionnées ou par l'intervention d'un acte intelligent, comme l'*insight* qui, subitement, livre à l'animal le moyen de s'échapper de la boite à performances où il est enfermé? En vérité, la régulation du comportement inné se réalise par des procédés variés qui ne mettent en jeu qu'exceptionnellement des réactions acquises et seulement chez les animaux supérieurs.

On n'a peut-être pas assez remarqué que tous les animaux possèdent, dans leur schéma réactionnel, un certain nombre de réactions à des stimulations externes qui, dans l'ensemble, leur permettent d'échapper au pire. Les réactions d'évitement à l'égard de maints agents physiques ou chimiques, si bien décrites par Jennings chez les Infusoires et qui se retrouvent chez les Amibes et les Flagellés, en fournissent des exemples schématiques.

Mais elles existent chez des animaux d'une organisation supérieure. Les stimuli qui les provoquent sont fort variés; parfois, ils exercent, outre une excitation sensorielle précise, une action générale nocive sur l'être (excès d'acidité par exemple) d'où n'est pas exclu l'élément douleur, lequel déclenche les *réactions* dites *nociceptives*. Il faut reconnaître que, dans bien des cas, la douleur est un puissant agent de régulation, qui, en provoquant des actes réflexes (et peut-être des tropismes), tire l'animal de situations dangereuses. On doit insérer parmi les réactions d'évitement, celles qui conduisent l'animal dans une zone de l'espace où règne le stimulus (soit attractif, soit indifférent) où l'animal réalise au mieux son équilibre avec le milieu. Comme nous l'a si clairement montré M. Viaud, l'adoption d'un thermopreferendum résulte de réactions d'évitement déclenchées par certaines températures; on peut en dire autant de l'hygropreferendum.

La recherche de ce dernier est liée chez les Termites (Grassé et Noirot 1948 et 1953) à un comportement complexe qui se traduit soit par un transport d'eau dans le nid et aboutit à une véritable « climatisation de celui-ci », soit par une fermeture plus ou moins hermétique de toutes les issues (*Calotermes* par ex.).

La mise en place des organismes dans les zones correspondant à leurs preferenda a pour conséquence d'une façon très générale de satisfaire à certains de leurs besoins physiologiques aussi impérieux que précis. En voici un exemple : la montée ou la descente des Termites dans le sol s'effectue en fonction du thermopreferendum et de l'hygropreferendum. En saison sèche, mainte termitière de savane tropicale est désertée par ses habitants qui émigrent dans la profondeur, s'arrêtant au niveau où se trouvent réalisées (au moins dans une certaine mesure) les conditions en accord avec leur thermoreferendum et où règne assez d'humidité pour qu'ils ne perdent pas leur eau par évaporation.

Mais il est des réactions d'évitement qui ont un déterminisme très précis rappelons le cas si classique de la substance d'effroi (von Frisch), émanant de blessures, à laquelle les *Phoxinus* sont si sensibles, de l'image du Rapace, caractérisée par la brièveté de son cou, qui agit spécifiquement sur certains Oiseaux, provoquant la fuite ou déclenchant un signal d'alarme...

La réaction régulatrice peut se manifester même chez les organismes dépourvus de système nerveux, avec précision et automatisme. Il me suffira de rappeler que les Amibes à coque du genre *Arcella*, renversées sur le dos de leur coquille, rétablissent la posture normale en s'aidant de leurs pseudopodes, correctement orientés à cet effet, et en formant dans leur cytoplasme une bulle gazeuse qui, déplaçant leur centre de gravité, facilite le retour à la position normale par les pseudopodes de la partie la plus basse appliqués sur le substrat.

La réaction d'évitement, dont le caractère régulateur est, le plus souvent, évident, peut être inhibée par la mise en marche d'une réaction d'un autre type. La lumière d'une flamme brillant dans la nuit déclenche une phototaxie à laquelle une foule d'Insectes ne peuvent se soustraire. L'attraction les conduit jusqu'au contact de la flamme qui les brûle. La régulation ne joue pas; le stimulus chaleur perçu, ou perçu trop tard, ne déclenche pas la réaction qui permettrait d'éviter la brûlure. D'ailleurs même brûlé une première fois, l'Insecte revient vers la flamme et s'y consume (1), comportement tout autre que celu du Rat qui, ayant subi l'atteinte d'un poison mêlé à un aliment, n'absorbe jamais plus celui-ci.

L'antagonisme entre taxies et régulation de la conduite a été signalé à maintes reprises; ni son existence, ni son importance ne peuvent être mises en discussion. *Tout n'est pas pour le mieux dans les réactions des êtres vivants aux stimulations externes*; la sélection ne corrige pas tous les défauts de l'être vivant que ceux-ci tiennent à la forme, aux fonctions ou à la conduite. Mais le cas de la flamme s'allumant dans la nuit est une circonstance très exceptionnelle dans la nature et qui par conséquent n'a que peu d'importance pratique pour l'Insecte.

Examinons le cas du Doryphore, étudié par Grison (1947). L'Insecte, placé dans un faisceau de rayons lumineux parallèles, se dirige en ligne droite vers la source lumineuse, en proie à une tropotaxie positive typique. Si, sur son trajet, on interpose une lame verticale de plexiglass transparent, le Doryphore ne s'arrête pas au niveau du point de rencontre avec l'obstacle, comme l'application de la théorie le voudrait; mais, il se déplace latéralement suivant la base de la lame transparente; lorsqu'il arrive à l'extrémité de celle-ci, il se réoriente et part en ligne droite vers la source lumineuse. Cette petite expé-

(1) On a souvent fait remarquer que les Insectes semblent peu sensibles à la douleur.

rience montre que l'Insecte, quoique soumis à une taxie typique, conserve la possibilité de modifier sa route, et d'orienter sa conduite « pour » obéir à une impérieuse attraction. Il semble qu'après différentes épreuves, le Doryphore apprend à contourner l'obstacle. L'apprentissage, si apprentissage il y a, se fait *dans le sens* de l'attraction, et tend à la satisfaire.

J'ai déjà dit que les Termites (tels *Bellicositermes*, *Macrotermes*, *Cephalotermes*,...), dont les ouvriers sont normalement lucifuges et redoutent l'air sec, demeurent en pleine lumière et en atmosphère sèche si leur roi et leur reine, extraits du nid, s'y trouvent exposés avec eux. Les réactions d'évitement à l'égard de la lumière (phototropisme négatif) et d'une atmosphère à bas degré hygrométrique sont inhibées.

Pendant que l'on attaque à la pioche l'épaisse muraille (40 ou 60 cm) de leur tumulus, les ouvriers des *Bellicositermes* oblitèrent par des cloisons en terre toutes les ouvertures de la loge royale; ce qu'ils ne font pas dans les galeries avoisinantes; il est clair que l'excitation causée par les ébranlements mécaniques *en présence du couple royal* provoque ce comportement, dans lequel un finaliste verrait, sans déployer des trésors d'imagination, une conduite protectrice.

Au cours de la sociotomie chez *Trinervitermes bettonianus* qui a, pour conséquence, de découper une termitière en plusieurs sociétés-filles, les ouvriers, les soldats, la reine, le roi et des imagos ailés s'exposent en plein air et à la grande lumière. Le cas de ces derniers est réellement extraordinaire, bien que placés dans des circonstances extérieures semblables ou très analogues à celles de l'essaimage, ils se comportent tout autrement, ils marchent au lieu de voler, ne se dirigent pas vers le soleil, ne manifestent aucune activité sexuelle et vont même jusqu'à transporter des œufs. Peut-être doivent-ils ce comportement au fait d'être maintenus dans un groupe social hétérogène, à majorité d'ouvriers, alors qu'au moment de l'essaimage, ils sont d'abord mêlés à peu près exclusivement à leurs semblables, des ailés, et ensuite isolés par couples (Grassé et Noirot, 1951).

Ces faits qui ne sont d'ailleurs pas entièrement comparables entre eux n'ont pas une valeur régulatrice évidente; sauf si l'on admet que la nouvelle situation stimulante provoque l'inhibition du comportement normal (y compris les taxies) et le déclenchement de réactions à caractère adaptatif.

Il se peut que ces réactions soient héréditaires, mais nous n'avons pas de donnée génétique permettant de l'affirmer; nous savons seulement qu'elles se reproduisent identiques à elles-mêmes chaque fois que les Termites se trouvent placés dans la situation anormale mentionnée ci-dessus.

Le comportement inné de l'animal se présente sous un aspect fixe tout autant caractéristique de l'espèce que les traits de structure ou les particularités de fonction. Nous ne doutons point, au moins dans le cas des Insectes, qu'il ne dépende du génotype de l'individu. Nous admettons volontiers que la façon si particulière de boire des Oiseaux columbiformes est liée à un gène présent chez tous les représentants de l'Ordre. Or on sait que parfois, des gènes

déterminent des caractères différents selon le milieu dans lequel vit l'animal et que, parfois, les caractères exprimés sont plus ou moins en accord avec les circonstances, manifestant ainsi une incomparable plasticité. Certaines plantes, selon qu'elles vivent en plaine ou en montagne, présentent des faciès tout différents. Par exemple le Topinambour *(Helianthus tuberosus)* qui, en plaine, a une haute tige devient, cultivé à l'altitude de 2 400 m. dans les Alpes, une plante basse, dont toutes les feuilles disposées en rosette miment le faciès qualifié d'alpin. Ici le même génotype a déterminé deux phénotypes très différents : *on parle alors d'écotypes*, ceux-ci étant en rapport avec les changements de milieu.

Des exemples de modifications du comportement rappelant le cas précité sont aisés à fournir. J'en prends un qui m'est personnel (1932); il concerne des Moucherons, les Cécidomyies *Mycodiplosis reaumuri* et *tremulae*, dont les larves se nourissent d'Urédinées, vulgo Rouilles, parasitant les feuilles de diverses plantes. Les larves au terme de leur croissance abandonnent les feuilles, s'enfoncent dans le sol et s'y tissent un cocon de soie. Si elles sont portées dans une atmosphère très humide, leur comportement est tout autre, elles ne quittent plus les feuilles et, à l'intersection des grosses nervures, se tissent, en fil de soie, des sortes de tentes-abris sous lesquelles elles se métamorphosent.

De tels cas montrent que l'activité d'un système génétique, qu'il s'agisse d'un caractère du corps ou d'un trait du comportement inné, change parfois en fonction du milieu où se développe l'organisme.

Dans d'autres cas, qui sont probablement fréquents, l'animal paraît posséder deux possibilités, et use de l'une ou de l'autre au gré des circonstances.

Les biologistes russes étudiant l'éthologie du *Castor fiber*, dans la réserve de Voronej, ont montré que le comportement constructeur de l'animal dépend de la nature des lieux, de la consistance du sol, de la topographie. Si les berges sont élevées et faites d'un sol consistant, argilo-sableux par exemple, le Castor se construit un terrier dont l'entrée s'ouvre au-dessous du niveau de l'eau. Si les berges sont plates, marécageuses, il édifie des huttes faites de bois et de terre. Un Castor appartenant à une population vivant dans un milieu propice à la construction de terriers, et n'ayant auparavant ni bâti, ni vu de hutte, se montre *d'emblée* capable d'en édifier une s'il se trouve transporté dans une zone marécageuse, aux berges basses impropres au forage d'un terrier.

Les systèmes stimulation/réaction si particuliers, si hautement spécialisés et précis, qui permettent aux Abeilles de s'informer les unes les autres sur des objets très variés et sur leurs qualités et que le Professeur von Frisch a fait connaître, sont les meilleurs agents régulateurs du comportement tant individuel que social que l'on puisse imaginer. Mais comme nous l'a fait remarquer notre illustre Collègue, ces systèmes régulateurs, bien que doués d'une grande efficacité, ne mettent en jeu que des réactions stéréotypées, innées, et variant parfois d'une race à une autre, comme le fait un caractère morphologique.

Un procédé permettant d'étudier la régulation consiste à détruire par-

tiellement ou en totalité le nid d'un Insecte et à suivre son comportement dnas la reconstruction si celle-ci se produit. Cette technique a donné lieu à de nombreux travaux, mais les faits trop souvent ont été décrits si sommairement qu'il est difficile d'en tirer des enseignements valables.

Nous envisagerons tout d'abord le cas assez simple des larves de Trichoptères ou Phryganes auxquelles on enlève leur fourreau. Celui-ci est ordinairement fait de fragments de bois, de feuilles, de grains de sable ou de graviers, etc., etc... agglutinés par la soie que sécréte la larve et qui se durcissant dans l'eau donne de la cohésion à l'ensemble. Dans les conditions normales, la larve, après chaque mue, allonge son fourreau par l'adjonction de matériaux déposés sur le bord antérieur; le diamètre du fourreau variant comme celui de la larve, la construction prend une forme tronconique.

Privée subitement de son étui, la larve se trouve dans une situation qu'elle n'a jamais connue, sauf au moment de sa sortie de l'œuf; elle tombe d'abord dans un état de prostration, puis recouvre son activité et reconstruit son fourreau.

Les étapes de cette reconstruction minutieusement étudiées par Maillet et Carasso (1952-1954) sont au nombre de quatre:

A, formation d'une boulette de soie et de particules agglutinées. — *B*, étirement de cette boulette en une ceinture périthoracique lâche; — *C*, construction sur le bord antérieur de la ceinture d'un premier segment fait de matériaux agglutinés par de la soie et assez grossièrement disposés, suivi d'un second voire d'un troisième; — *D*, confection du fourreau définitif et destruction par sectionnements répétés du froureau provisoire.

Toutes les espèces ne manifestent pas les mêmes aptitudes à reconstruire leur étui et, comme Uhlmann l'a montré, en vieillissant les larves deviennent de moins en moins capables de réparer ou de rebâtir. Une très faible proportion (4 à 5 %) de larves de *Setodes* reconstruisent leur étui qui a la rare particularité d'être entièrement soyeux.

Les comportements abortifs méritent quelque attention. En voici quelques cas:

A, absence de toute activité constructive; *B*, confection d'un amas de menus débris agglutinés par de la soie qui est abandonné; *C*, dépôt de soie sur la face ventrale du premier segment abdominal; *D*, construction d'une ceinture abdominale puis arrêt (jusqu'à 8 ceintures perdues et reconstruites avec impossibilité d'aller au delà).

L'incoordination des divers temps de la tâche semble être la principale cause d'échec de la reconstruction. Car, la larve « sait » pourtant construire le fourreau puisqu'il suffit de lui donner une tige végétale creuse où elle loge son abdomen pour qu'elle fasse un étui de soie; elles éliminent la tige creuse au fur et à mesure de l'allongement de l'étui définitif.

Il est intéressant de signaler que dans quelques espèces de Trichoptères, *Triaenodes conspersa* par ex., la phase *C* correspondant au fourreau provisoire est sautée. Autrement dit, l'enchaînement des phases *A*, *B*, *C*, *D* n'est pas toujours impératif.

Les Trichoptères fournissent donc un cas réellement net d'une régulation du comportement; il n'est pas très fréquent de voir un Insecte recommençant une opération qui ne se trouve pas exactement à sa place dans le cycle vital. Cette faculté tient ici au fait que la larve continue à allonger son étui jusqu'à sa dernière mue. En outre, le stade « fourreau provisoire » est surajouté; il est une vraie nouveauté appartenant en propre au processus régulateur.

Des faits analogues ont été observés chez les Hyménoptères nidificateurs. Par exemple, Bordage (1912) a réussi à faire construire deux cellules en terre à des femelles du Sphégien chasseur d'Araignées, *Pison argentatum*, en cachant alternativement l'une des cellules, et à obtenir l'approvisionnement des deux.

Une femelle de ce même *Pison* qui, ayant approvisionné sa cellule, est sur le point de pondre et ne trouvant plus ladite cellule dissimulée par un obstacle artificiel, si elle rencontre à proximité une cellule fermée, mais dont le revêtement de terre, est encore incomplet enlève le bouchon la fermant, expulse l'Araignée sur laquelle le légitime propriétaire avait déposé un œuf, et pond sur l'Araignée située la plus près de l'ouverture.

Bordage avec cette espèce a réussi mieux; il a obtenu que des femelles adoptent comme site de construction un tube de verre et qu'au lieu de maçonner des cellules, elles se contentent de séparer par une cloison transversale les lots successifs composés d'Araignées paralysées et d'un œuf. Une minorité de femelles se montrent capables de modifier leur comportement, bien que tous les sujets auxquels l'expérimentateur fit appel se trouvassent dans un état psycho-physiologique comparable: tous venaient de déposer la première boulette de boue d'une cellule. Ici les variations de comportement semblent donc se référer à des différences individuelles.

Il existe un type très particulier de régulation du comportement qui pose d'ailleurs non pas un mais plusieurs problèmes d'une solution difficile. En voici un exemple que j'emprunte à Baerends (1941). L'*Ammophila campestris* procède à l'élevage simultané de plusieurs larves isolées dans des terriers particuliers. Chaque larve reçoit une quantité de nourriture appropriée à sa taille; outre les qualités de mémoire qu'il exige, un tel approvisionnement nécessite l'intervention d'un facteur régulateur. Baerends paraît l'avoir découvert; chaque jour avant de partir en chasse, la femelle inspecte ses terriers. Si, avant cette inspection, on modifie la quantité de provisions entreposée dans chacun d'eux, on change du même coup le comportement de la femelle qui apporte davantage au terrier mal approvisionné et moins à celui qui est bien pourvu; mais si les provisions sont changées *après ladite inspection* la Guêpe ne modifie rien à son comportement de la journée et se montre incapable de l'adapter à la nouvelle situation.

Il est vraisemblable que l'observation minutieuse révélera que l'équilibre de beaucoup de comportements dépend d'un mécanisme régulateur mis en action par des stimuli externes et associé à une impulsion d'origine interne. L'Ammophile passe par une phase réactionnelle précise, un segment de comportement dirait Deleurance, qui règle pour un cycle journalier son activité et

l'ajuste aux circonstances du moment. Cette phase achevée, le comportement est fixé sans possibilité de régulation !

Le comportement des deux protagonistes d'une parade nuptiale se laisse facilement représenter sous la forme d'une double cascade de réactions à déclanchement réciproque et ceci aussi bien dans le cas des Insectes que des Poissons et des Oiseaux (Tinbergen 1942, Grassé 1942).

Lorsqu'il s'agit de Vertébrés, la chaîne des réactions est souvent incomplète, l'attitude de l'un des conjoints déclenchant non la réaction venant immédiatement après, dans la séquence normale, mais une située plus haut dans la hiérarchie ou rarement plus bas. En fait, les parades nuptiales sont moins figées dans leurs expressions que la lecture des travaux ne le laisserait croire. Le rapport de M. Morris met très heureusement en évidence la variation des comportements nuptiaux chez les Poissons. Cette variabilité en soi n'aurait qu'un médiocre intérêt si elle ne montrait qu'un stimulus considéré comme très spécifique ne provoque pas toujours de la part du partenaire la même réaction. Une telle disposition favorise incontestablement l'adaptation aux circonstances.

Chez les Termites que j'ai étudiés, la parade nuptiale avec ses multiples scènes, faciles à séparer les unes des autres, se déroule selon un ordre défini, mais comporte elle aussi une certaine marge de variabilité. Par exemple, l'autotomie des ailes survient en général dès que le vol nuptial est achevé, mais assez souvent, elle se produit plus tard alors que les tandems (couples) sont formés et plus rarement pendant le forage du copularium. La recherche de la femelle par le mâle qui vient d'atterrir se fait aussi différemment d'un individu à un autre. Cette variabilité dépend de multiples causes dont plusieurs nous sont encore cachées. *L'élasticité du comportement tient beaucoup au fait qu'une réaction ou des réactions analogues aboutissant au même effet peuvent être produites par des stimuli différents.* Je l'ai montré à propos de la parade des Termites, et me suis permis d'émettre un principe, que j'ai appelé *règle de la pluralité des stimuli* selon lequel une même réaction peut être déclenchée par des stimuli distincts, et qui semble jouer avec efficacité dans la régulation du comportement en fonction des conditions ambiantes. La détermination d'une réaction par un seul stimulus est évidemment fréquente mais sûrement pas universelle et je crains que, parfois, le biologiste utilisant la technique des leurres se soit laissé aller à une simplification excessive. D'ailleurs, on ne saurait trop dire que l'analyse d'une situation stimulante présente le plus souvent de sérieuses difficultés.

La suppléance sensorielle, corollaire du principe précédent, bien mise en lumière au cours de l'apprentissage, surtout dans celui utilisant le labyrinthe, se retrouve aussi dans les comportements instinctifs. Les animaux rendus anosmiques ou aveugles, par exemple, ne sont pas voués du fait de leur mutilation à l'inaction. Ils se tirent d'affaire avec les stimuli que fournissent leurs autres récepteurs sensoriels.

Nous touchons ici au cœur même du problème de la régulation. Je suis convaincu que l'expérimentation portant à la fois sur les récepteurs et les centres nerveux permettra de donner une base concrète au problème de la régulation du comportement instinctif. Il ne paraît d'ailleurs pas possible, comme je l'écrivais dès 1942, que le comportement échappe à la règle générale de la régulation puisqu'il est en liaison étroite avec des phénomènes physiologiques qui, eux, lui obéissent.

Même le comportement en chaîne de telle ou telle espèce peut subir parfois des suppressions très étendues sans que la conduite finale en soit très gravement affectée.

Ainsi il est possible d'obtenir des fondations de colonies tout à fait normales, en unissant des Termites de sexes opposés, pris dans la termitière même ou au cours du vol nuptial, pourvus ou non de leurs ailes, bien qu'un long segment de la parade ait été supprimé. Je signalerai toutefois que les individus prélevés directement dans la termitière doivent avoir atteint une certaine maturité physiologique pour être aptes à fonder une nouvelle société. Le couple arbitrairement constitué s'adapte aussitôt à sa situation et son comportement s'effectue comme s'il avait accompli tous les actes rituels supprimés par l'expérimentateur. Les exceptions paraissent concerner des individus se trouvant dans un état physiologique anormal.

Les faits auxquels je fais allusion répétés des milliers de fois, pour les nécessités de certaines études effectuées au laboratoire, ne sauraient être mis en doute malgré les déclarations de Goetsch (1933), lesquelles ne sont pas à prendre en considération.

Les animaux domestiques apportent également la preuve que certaines espèces acceptent de grands changements dans leur comportement sans que leur survie soit compromise. C'est là un aspect de la domestication qui mérite d'être étudié de près.

Nous avons un autre cas de régulation à présenter qui est d'une tout autre nature et qui, à ma connaissance, n'a pas encore été signalé. On doit sa découverte à Deleurance qui l'a beaucoup étudié mais n'a pas encore publié ses résultats. Si l'on détruit une partie d'un gâteau alvéolaire des Guêpes du genre *Polistes*, la réparation a lieu soit à peu près immédiatement, soit plus tard. Deleurance a montré que le comportement de ces Guêpes suit un rythme cyclique fait de tronçons ou segments qui s'ajustent entre eux selon un ordre chronologique; et que le cycle des activités peut se répéter plusieurs fois au cours de la vie individuelle. Si lors de la destruction, il se trouve que des ouvrières sont en phase constructrice, naturellement elles comblent la brèche, agissant comme si rien de particulier n'était arrivé au guêpier. La réparation entre dans le cadre de leur activité présente. Si la colonie, au moment de la destruction, ne compte pas d'ouvrières en phase constructrice, la brèche n'est pas comblée ou le sera plus tard lorsque des ouvrières entreront dans ladite phase. *Ici, la régulation est donc d'ordre statistique.* Mais peut-on vraiment parler d'une régulation. Après tout, pourquoi pas? Puisque tôt ou tard, si la population suit une évolution normale, le gâteau alvéolaire recouvre son intégrité.

La notion du comportement composé de segments, d'unités ajustés les uns aux autres et se déroulant selon un ordre qui semble correspondre à un

rythme d'impulsions d'origine centrale, a chez certains Insectes, Guêpes sociales ou solitaires par exemple, une importance capitale qui nous explique bien des singularités de la conduite de ces êtres.

Les Phryganes se rebâtissant un fourreau montrent qu'il est possible à certains animaux de répéter à tout moment la chaîne des actions qu'ils ont antérieurement accomplies. L'essaimage des Termites a appris qu'un pan entier du comportement peut être supprimé sans que pour cela la conduite en soit altérée par la suite.

Mais les Guêpes de Deleurance n'ont pas cette faculté; chez elles, à l'intérieur d'un même cycle d'activité, les actes sont irréversibles. Et ceci nous explique bien des choses. Notamment certains faits mis en valeur par Fabre sur l'impossibilité qu'a, par exemple, un *Sphex* de remonter le cours des événements et de rétablir la situation qui a été troublée par l'expérimentateur.

Ici l'impulsion interne place l'animal dans une situation telle qu'il ne peut réagir qu'à une catégorie limitée de stimuli. Je vais plus loin encore. Dans de pareils cas, tout ou presque tout s'effectue comme si l'animal obéissait seulement à son impulsion interne, et se montrait tout au plus capable d'ajuster ses gestes à une situation hautement déterminée. C'est alors que la définition de Cuvier prend son sens : l'instinct n'est plus qu'un rêve transposé dans la réalité.

Les problèmes de reconstruction, de retour en arrière, etc... etc..., qui ont été posés si souvent à l'Insecte se trouvant dans l'état que nous venons de décrire, *n'existent pas pour lui*. Ses organes des sens lui transmettent des messages mais ceux-ci n'éveillent en lui aucun écho réactionnel. Je suis sûr que quiconque a étudié le comportement des Insectes hyménoptères comprendra l'exactitude de la conception de Deleurance.

Et pourtant, à côté de cette quasi-absence de régulation, de ce summum de la rigueur instinctive, il existe des comportements innés qui se plient avec souplesse aux circonstances si exceptionnelles soient-elles. Je fais allusion à mes expériences sur la reconstruction du nid et plus particulièrement de la cellule royale par les Termites des genres *Cephalotermes* et *Bellicositermes*; je les ai publiées en fin 1940, époque malheureuse entre toutes, aussi ont-elles passé à peu près inaperçues, de même que mon mémoire sur l'analyse causale de l'essaimage chez les Termites (1942).

Le roi et la reine de *Cephalotermes rectangularis* sont extraits de leur cellule royale faite d'un matériau d'origine stercorale extrêmement dur; ils sont placés, en compagnie de 600 ouvriers dans un bocal sur un lit de matériaux appropriés et reposant sur une planchette. La première réaction des ouvriers est de se presser contre la reine, mais leur émotion, j'emploie ce terme à dessein, est si forte qu'ils ne la lèchent plus ni n'enlèvent les œufs qui, presque sans arrêt, sortent de la vulve. Ce n'est qu'au bout de 14 à 15 heures que le calme est à peu près revenu et que les ouvriers entreprennent la construction d'un nouveau nid. Le *Cephalotermes* est assez facile à observer car sa sensibilité aux ébranlements mécaniques pas plus que sa photophobie ne sont excessives. En utilisant une faible lumière, on peut suivre les étapes de l'édification du nouveau nid.

A peine un tiers des ouvriers participent à la construction. Ils disposent tout autour de la reine des boulettes de mortier stercoral sur lesquelles ils placent de menus débris de bois ou d'autres matériaux transportés entre leurs mandibules.

Les boulettes sont si rapprochées qu'elles forment bientôt autour de la reine un cordon presque continu dessinant une ellipse à peu près régulière. De place en place, sur le cordon, les ouvriers élèvent des piliers verticaux faits de boulettes stercorales agglutinées, pressées et grossièrement lissées à l'aide des pièces buccales. *Cette technique n'est pas* celle que l'ouvrier met en service pour construire la loge royale dans la termitière originelle. Il n'emploie alors que du mortier stercoral de grain fin, arrosé de salive, qui en séchant devient une matière compacte et très dure. Tout se passe comme si l'Insecte simplifiait son travail pour soustraire au plus vite la reine à la lumière et la séparer du milieu extérieur.

Lorsque les piliers ont atteint une hauteur dépassant un peu celle de la reine, les ouvriers ne les prolongent plus vers le haut mais les continuent par des bras analogues à ceux d'un T. Les branches de deux piliers consécutifs se dirigent l'une vers l'autre et finalement s'unissent; le carré ou le rectangle délimité par deux piliers, par la barre supérieure et le sol est à peu près rempli de matériaux. En outre, du sommet des piliers verticaux partent d'autres branches qui passent au-dessus de la reine, les espaces séparant ces branches sont à peu près comblés par les ouvriers qui, de la sorte, tendent un plafond continu au-dessus de leur femelle. La reconstruction du nid comprend bien d'autres actes, bien d'autres modalités techniques. Il s'agit, on s'en doute, d'une activité complexe dont l'analyse d'ailleurs n'est pas entièrement achevée; je n'en signale ici qu'un aspect.

Les *Bellicositermes*, qui appartiennent à un tout autre groupe systématique que les *Cephalotermes*, reconstruisent la cellule royale et leur nid d'une façon analogue, mais utilisent comme matériaux la terre argileuse.

Au total, je retiendrai de tout ce comportement que les ouvriers de Termites, en présence du couple royal ou seulement de la reine, se montrent capables, bien que placés dans une situation totalement nouvelle pour eux, de reconstruire une loge royale et un nid, et utilisent des techniques plus ou moins différentes de celles qu'ils pratiquent dans les conditions normales.

A ma connaissance, cette régulation est une des plus étendues qui aient été signalées jusqu'ici dans le monde des Insectes.

Le changement adaptatif de fonction des ouvrières d'Abeilles, qui se produit normalement sous nos climats après l'hivernage et que Rösch (1925-1930) a si bien analysé par la voie expérimentale, est aussi d'une grande amplitude, mais a une liaison physiologique étroite avec l'état des glandes céphaliques qui, en quelque sorte, incite l'Insecte à agir d'une certaine manière. Dans le cas des Termites, l'adaptation est beaucoup plus immédiate; elle commence (au moins chez les *Bellicositermes*) quelques heures après le début de l'expérience.

On peut objecter que la reconstruction n'est le fait que des individus se

trouvant dans la phase constructrice de leur cycle individuel d'activité. Cela est possible, puisque tous les ouvriers ne participent pas à la reconstruction. Pourtant, pour accepter une telle explication, il faudrait disposer d'arguments plus solides. D'ailleurs même si elle était exacte, la part de régulation demeurerait étendue étant donné les changements de plan et de technique observés au cours de la reconstruction.

Pour terminer ajoutons que les activités, les mouvements de substitution peuvent être parfois compris comme des régulateurs du comportement, comme des sortes de soupapes de sûreté. Ils dévient les impulsions freinées ou bloquées. dans des voies où elles aboutissent à l'action et ainsi replacent l'organisme dans un relatif équilibre.

La régulation des activités instinctives a une incontestable réalité; elle n'a cependant pas une extension aussi grande qu'on l'a parfois prétendu. Elle s'opère par des réactions qui, pour la plupart, appartiennent au répertoire inné de l'animal. Elle ne fait pas souvent appel, au moins chez les Invertébrés, seuls animaux que nous ayons étudiés par nous-même, à des processus d'apprentissage; pourtant nous nous garderons bien d'affirmer que ceux-ci sont exclus de la régulation instinctive, même chez les Insectes. Nous ferons remarquer que la plasticité du comportement atteint son maximum chez les Insectes hautement socialisés, Abeilles et Termites. La société fait émerger des propriétés nouvelles et exalte assurément le pouvoir régulateur, tant physiologique que psychique.

Au demeurant, le comportement instinctif apparaît comme la fonction la plus complexe de l'animal et, à ce titre, dépend des fonctions corporelles notamment, comme l'ont montré plusieurs des rapports de notre Colloque, de l'équilibre neuro-hormonal. L'instinct n'échappe donc pas à la règle universelle de l'homéostasie. L'être vivant, bien que toujours fluctuant, ne peut se passer de stabilité et ce paradoxe n'est pas le moins marquant de ses caractères

AUTEURS CITÉS

1941. Baerends (G. P.). — Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabvespe *Ammophila campestris*. *Tijdschr. Entomol.*, vol. 84, p. 68-275.

1912. Bordage (E.). — Notes biologiques recueillies à l'île de La Réunion. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, vol. 46, p. 29-92.

1941. Frisch (K. von). — Ueber einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. *Zeits, vergl. Physio.*, vol. 29, p. 46-145.

1933 Grassé (P.-P.). — L'éthologie des *Mycodiplosis* (Diptères cécidomyides) et ses variations. *C. R. Ve Congrès intern. Entomologie*, Paris 1932, p. 111-117. — 1939. La reconstruction du nid et le travail collectif chez les Termites supérieurs. *Jour de Psychol.*, p. 370-316. — 1942. L'essaimage des Termites : essai d'analyse causale d'un complexe instinctif. *Bull. biol. Fr et Belg.*, vol. 76, p. 347-382.

1948. Grassé (P.-P.) et Noirot (Ch.). — La climatisation de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. *C. R. Acad. Sci.*, vol. 227, p. 869-871. — 1951. La sociotomie, migration et fragmentation de la termitière chez les *Anoplotermes* et *Trinervitermes*. *Behaviour*, vol. 3, p. 146-166.

1944. Grison (P.). — Phototropisme et régulation du comportement chez le Doryphore et certains Pucerons. *Bull. biol. France et Belg.*, vol. 78, p. 174-185.

1952. Maillet (P.) et Carasso (N.). — Reconstruction du fourreau larvaire chez un Trichoptère leptoceridæ *Triaenodes conspersa* Ramb. *Ann. Sci. nat.*, Zool., Biol. ani., 11e ser., vol. 14, p. 473-488. — 1954. Reconstruction du fourreau larvaire chez un Trichoptère leptoceridæ appartenant au genre *Setodes*. *Ibidem*, vol. 16, p. 35-50.

1925. Rösch (G. A.). — Ueber die Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Zeits. f. vergl. Physiol.*, vol. 2, p. 571-631. — 1930. *Ibidem*, vol. 12, p. 1-171.

1942. Tinbergen (N.). — An objectivistic study of the innate behaviour of animals. *Biblioth. biotheor.*, vol. 1, p. 39-98.

DISCUSSION

J. HALDANE. — M. Grassé admet que la façon de boire des Columbiformes est liée à un gène présent chez tous les représentants de cet ordre. C'est possible, mais pour moi, pas très probable. Il y a 30 ans, j'ai émis une hypothèse semblable pour les caractères morphologiques homologues. C'est sans doute vrai dans certains cas. Mais dans d'autres les expériences de Harlard l'ont infirmé. Le même caractère peut être réalisé sous l'action de gènes différents, ou encore par des processus embryologiques différents (voir mise au point de Mrs Haldane-Spurway, in *Ricerca scientifica*, 1948).

Mrs Spurway a trouvé que les femelles de *Drosophila subobscura* repoussent les mâles jaunes (caractère récessif lié au sexe). En 1945, mon jeune collègue Rendel a trouvé que dans les conditions où il y avait 30 % d'inséminations par les mâles normaux, il y en avait à peu près 10 % par les mâles jaunes. Je suppose qu'il y a là une régulation dans le sens de M. Grassé. Or Rendel a sélectionné pendant 10 générations la descendance des femelles qui ont accepté les mâles jaunes. Il est arrivé à une souche dont 80 % des femelles ont accepté les mâles jaunes. Koopman a modifié les instincts des femelles d'une autre espèce de *Drosophila* dans le sens inverse en choisissant celles qui n'acceptaient pas les mâles d'une autre espèce.

C'est donc dans le cas où il y a la régulation d'instinct dans le sens de M. Grassé que la sélection peut être efficace en changeant le génotype qui détermine l'instinct.

P.P. GRASSÉ. — Je ne discuterai pas sur le mécanisme génétique précis qui préside aux changements des instincts. Je ferai remarquer que je considère dans mon Rapport les variations du comportement en fonction des circonstances et ne me préoccupe pas de la transmission héréditaire ou de la non transmission de ces variations.

T.C. SCHNEIRLA. — There is a rather difficult question I want to ask Prof. Grassé based on his very interesting discussion of his Termite experiments. The question is : What is the relation between *feeding* and *building* in the Termites?

P.P. GRASSÉ. — Matériaux de construction et aliments apparaissent comme deux stimuli vraiment très distincts pour les Termites. Dans le cas des Termites champignonnistes : le matériau de construction est la terre malaxée dans la bouche et imbibée de salive, le bois mâché sert à la confection des meules à champignon. Les aliments, récoltés par les seuls ouvriers, sont le bois, des feuilles, des chaumes de graminées, des excréments d'herbivores. Mais le bois des meules pourrait parfaitement être consommé. Ainsi, suivant les circonstances *un même stimulus déclenche une activité constructrice ou une activité alimentaire.*

L'utilisation des excréments en tant que matériaux de construction pose un autre problème, mais chez les Termites cartonniers le bol fécal ne paraît pas servir d'aliment. L'aliment proctodéal n'est utilisé que par les Termites à Protozoaires et chez ceux-ci ne sert pas normalement à la construction. En résumé, les deux activités alimentaire et constructrice sont réellement distinctes chez les espèces évoluées. Elles se confondent plus ou moins chez les Termites primitifs où le « nid » se borne à des galeries creusées dans le bois et dont le contenu sert d'aliment.

J. BENOIT. — M. Grassé nous a donné des exemples étonnants de comportements instinctifs chez les Insectes et notamment chez les Termites. En nous exposant le comportement des Termites qui édifient une construction autour d'une reine préalablement isolée il nous a dit qu'il ne pensait pas qu'il y ait à cette occasion, de la part des Termites, de création, d'invention. Mais, étant données la facilité avec laquelle les Termites font face à une situation qu'ils n'ont jamais eu l'occasion de rencontrer, et la complexité de leurs actions et de leur travail en équipe, bien coordonné, je demanderai à M. Grassé s'il n'y a véritablement en jeu que des instincts de réserve et non pas aussi des phénomènes psychiques, de nature intellectuelle.

P.P. GRASSÉ. — Si surprenant soit-il, le pouvoir d'adaptation aux circonstances ne se refère pas, selon moi, à des phénomènes de nature intellectuelle. Trop d'actes manqués, trop de comportements quasi-stupides attestent que l'automatisme domine de beaucoup la conduite des Termites, qui ne savent agir que groupés.

K. VON FRISCH. — Herr Prof. Grassé hat gesagt, dass die Termiten, die eine neue Zelle für die Königin bauten, vor einer völlig neuen Situation standen. Kommt es nicht auch im naturlichen Leben der Kolonie vor, dass sie die zelle für die Königin vergrossern oder erneuern müssen, sodass diese Tätigkeit zu ihren normalen Funktionen gehört?

P.P. GRASSÉ. — Dans les deux espèces de Termites que j'ai étudiées, je crois pouvoir affirmer que les ouvriers se trouvaient bien devant une situation entièrement nouvelle pour eux. La reconstruction de la cellule royale n'a rien à voir avec la fondation de la société, ni avec la construction et l'extension progressive du nid. Une termitière de *Bellicositermes natalenris* se développe en

passant par des stades qui sont aussi marqués et aussi chronologiquement déterminés que ceux que connaît un être vivant au cours de son ontogenèse.

Il est possible que la reconstruction ne soit pas un phénomène aussi exceptionnel chez les Termites qui pratiquent la sociotomie, telle que Noirot et moi-même l'avons fait connaître.

Chaque groupe de Termites issu du découpage de la société initiale construit un nouveau nid; celui qui possède la reine doit bâtir pour celle-ci une nouvelle cellule. A notre connaissance ni *Bellicositermes, ni Cephalotermes,* les deux genres chez qui nous avons étudié la reconstruction de la loge royale, n'ont recours à la sociotomie. Les ouvriers retirés du nid originel en compagnie de la reine ont donc à faire face à une situation qu'ils n'ont jamais connue auparavant.

XVII

SALT APPETITE OF MAMMALS : ITS DEPENDENCE ON INSTINCT AND METABOLISM [1]

by

CURT P. RICHTER
Johns Hopkins Medical School.
(Baltimore, Maryland)

The title assigned to me by Professor Grassé for this symposium was « Appetites of Mammals and Their Modification ». However it soon became abundantly clear that I could not cover such a large assignment in the allotted time. Deleting first one topic, then another, I finally narrowed down the discussion to one aspect — mammalian appetite for salt — and the extent to which this appetite depends on instinct and metabolism.

Why take common salt? Let me give a few reasons :

1° Salt enjoys an almost unique position in that it appears in the diet in purified form separate from all other dietary ingredients. This fact establishes it as an ideal subject for experimental studies on appetite. Sugar, and to a certain extent alcohol and olive oil, occasionally appear in fairly purified forms in man's diet but not in the diet of animals.

2° The craving for salt is one of the strongest known to animals as well as to man.

3° Salt is an essential ingredient of the diet of both animals and man — they cannot live without it.

4° Despite the great need of animals and man for salt it is difficult to demonstrate dietary deficiency on low salt diets in animals.

(1) These studies were supported by funds from the Medical Research and Development Board, Office of the Surgeon General, Department of the Army; the Department of the Navy, Office of the Naval Reseach Biology Branch; and the Division of Research Grants and Fellowships of the National Institute of Health, U. S. Public Health Service.

5° Much is known about the dependence of salt metabolism on endocrine secretions, chiefly through the role of the adrenals in controlling the excretion of sodium.

6° Studies on salt appetite, which we have carried out in my laboratory during the past 20 years, illustrate many of the principles involved in the production and modification of other specific appetites.

7° And finally, studies on salt appetite illustrate an approach to the

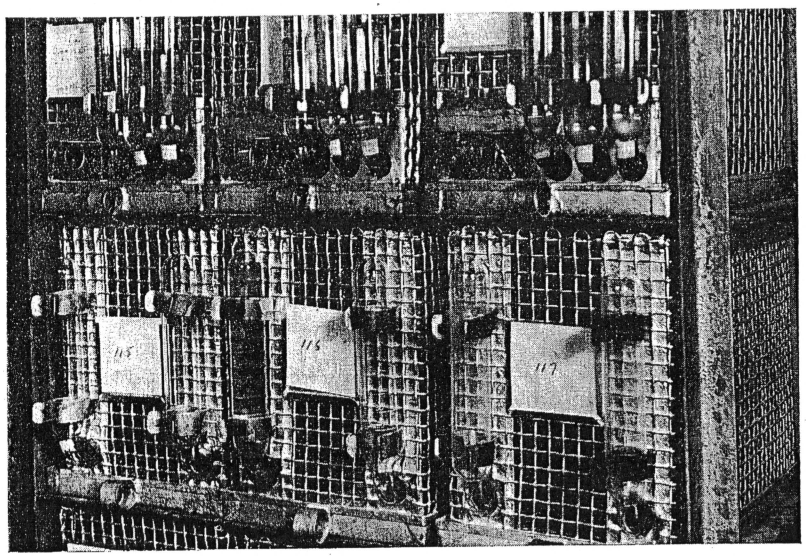


Fig. 1. — Photograph showing cages used for studies on dietary self-selection and for taste preference thresholds. Top row: each cage contains a removable nonspillable food-cup and three graduated inverted water bottles. Bottom row cages with two water bottles placed in symmetrical positions on the front of the cage; the food-cups were on the inside.

investigation of animal behavior which I have used since my first studies in 1921. (1, 2, 3) It is an approach from many viewpoints: neurological-through observing effects produced by interference with nerves or the brain; endocrinological, through observing effects produced by removal of glands or by replacement of their secretions; nutritional, through observing effects pro, duced by altering the ingredients in the diet; or, in brief, an attempt to gather all information that contributes to understanding behavior. This has come to be the characteristic approach of the American School of Animal Behavior.

I shall further limit my discussion to observations on one mammal, which next to man, is the most widely studied of all mammals, and nutritionally

speaking is very closely related to man — the Norway rat. I shall include here both the domesticated and the wild strains, since part of my own interest

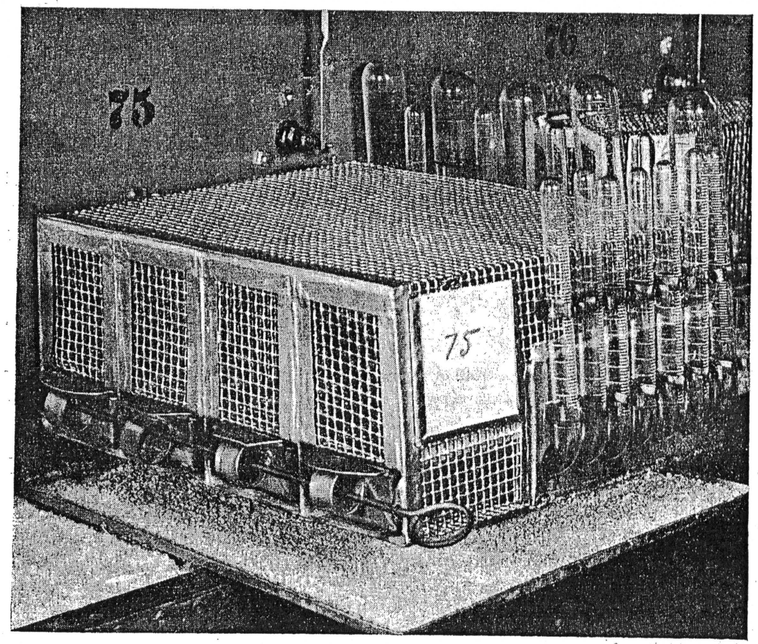


Fig. 2. — Photograph showing cages used for self-selection studies. Each cage holds 4 food-cups for solids, and up to 17 bottles for fluids. A 3 inch hole in a metal partition connects cage with revolving drum for measuring running activity.

concerns the effects that domestication may have produced on salt metabolism and appetite. There will also be a few references to the salt appetite of man.

SALT APPETITE OF HEALTHY DOMESTICATED RATS

Young rats for whom their mother's milk had been the sole source of nourishment consistently showed an active appetite for salt when confronted with salt for the first time. They took salt voluntarily and promptly, whether it was offered in crystalline form or in solution.

Likewise, recently weaned rats that had been exposed to salt only in small amounts (1 %) in their stock diet for a week or two, freely ate salt or drank salt solution in a « single food » experiment, i. e. with nothing else available to them. They took it without any hesitation and in amounts large enough to have had a significant effect. Thus, rats of a standard weight (120-149 grams),

when starved of all food but given free access to water, survived 4 days on the average, whereas rats starved except for access to salt and water, survived 10 days on crystalline salt, 8 days on 3 % salt solution.

SALT OFFERED IN ADDITION TO SALT-FREE STOCK DIET

In these and the following experiments, salt was offered as a 3 % solution rather than in the solid, crystalline state, in order to facilitate accurate measurement of the relatively small amounts each rat consumes daily. The stock diet was prepared with unsalted butter and without its usual 1 % of added sodium chloride. (The ingredients of our full diet, recommended many years ago by Dr. E. V. McCollum, are listed in Table I.)

TABLE I

STOCK DIET.

Ingredient	%
Graham flour	72.5 %
Skimmed milk powder	10.0 %
Casein	10.0 %
Butter	5.0 %
Calcium carbonate	1.5 %
Sodium chloride	1.0 %

The rats were housed individually in cages containing a non-spillable food-cup for the salt-free stock diet and 100 cc graduated inverted water fountains for the 3 % sodium chloride solution and tap water. Fig. 1 shows a photograph (top row) of three of these cages, each containing three water bottles. For the present experiments only two bottles were used. Daily records of food and fluid intake were kept for periods ranging from 1 to 6 months. The animals were weighed weekly.

Without a single exception the rats drank the salt solution freely on the first day of the experiment and continued to drink essentially constant amounts throughout. The amounts of sodium chloride ingested closely approximated 1 % of the total diet — the amount calculated by McCollum as necessary for the rat.

CHOICE OF SALT AND OTHER INGREDIENTS OF OUR STOCK DIET OFFERED SEPARATELY

In these experiments the 6 ingredients of our stock diet were offered in separate containers in cages specially designed for self-selection experiments. See Fig. 2. Salt was offered as a 3 % solution; since calcium carbonate is not

soluble, calcium was made available as a 2.4 % solution of calcium lactate. Access was also given to plain water. The rats grew at a normal rate and remained in good health on the selections which they made from this assortment of substances. Fig. 4 shows a typical record of the daily intake of the various ingredients of the stock diet for a rat between ages 61-222 days. At the start this rat drank small amounts of the sodium chloride solution and large amounts of the calcium lactate solution. Later it drank almost equal amounts of each. The intake from day to day remained quite constant. On these selections the rats ate more butter and less skimmed milk powder than the proportions in which they occur in the stock diet. However, as stated above, salt intake was approximately the same — 1 % of the total food intake as measured in grams.

Self-Selection Diet A. — In a preparatory period, the rats were maintained on our regular stock diet and water. Then, experimentally each rat was offered access to 11 substances, each representative of a dietary constituent known to be needed for normal growth; these were all in purified form with the exception of the yeast, cod-liver oil and wheat germ oil See Table II.

TABLE II.

SELF-SÉLECTION DIET A.

Substance Offered:	*Source Of:*
Casein	Protein
Sucrose	Carbohydrate
Olive oil	Fat
Yeast	B-complex
Cod liver oil	Vitamin A and D
Wheat germ oil	Vitamin E
Sodium chloride (3 %)	Mineral
Dibasic sodium phosphate (8 %)	—
Potassium chloride (1 %)	—
Calcium lactate (2,4 %)	—
Water	

The experimental conditions were essentially the same as before. The type of cage shown in Fig. 2 was used. In some instances the rats were kept on this diet as long as 600 days. At no time could we detect any evidence of dietary deficiency.

On their selections from this assortment of substances the rats grew at a better rate than on our stock diet. Furthermore, they reproduced and nursed their young even though ingesting considerably smaller amounts of food as measured in grams than the control rats on the stock mixture (4).

Again in this experiment the rats drank the salt solution freely from the first day. However, with access at the same time to a solution of another

sodium salt in the form of dibasic sodium phosphate, the intake of sodium chloride averaged only 0.5 % of the total diet. Though there were considerable individual differences in intake levels, for any one animal the average daily salt intake remained quite constant.

Self-Selection Diet B. — In this experiment each rat had access to 17 substances including 7 separate components of the vitamin B-complex. See Table III.

On the selections that they made from this assortment of substances some

TABLE III

SELF-SELECTION DIET B.

Substance Offered:		*Source Of*:
Casein-fortified		Protein
tryptophane	0,5 gm	
cystine	1,0 —	
lysine	2,0 —	
valine	1,4 —	
casein	200,0 —	
Dextrose		Carbohydrate
Olive oil		Fat
Thiamine hydrochloride	0,02 %	B-complex
Riboflavin	0,00125 %	—
Nicotinamide	0,05 %	—
Pyridoxine hydrochloride	0,02 %	—
Calcium pantothenate	0,01 %	—
Choline chloride	0,5 %	—
Biotin	0,00001 %	—
Cod liver oil		Vitamins A and D
Sodium chloride	3,0 %	Mineral
Dibasic sodium phosphate	4,0 %	—
Potassium chloride	1,0 %	—
Calcium lactate	2,0 %	—
Magnesium chloride	0,5 %	—
Water		

rats grew at a normal rate and lived as long as 1000 days without showing any signs of dietary deficiency. Fig. 4 shows body weight curves for 3 of these rats. With access to vitamin B_{12} and possibly a few other substances these rats might have lived even much longer.

The results of these various experiments show that when rats were given access to salt separate from other dietary ingredients they ingested amounts ranging from 0.5 to 1 % of the total diet as measured in grams. Too much emphasis should not be placed on this exact amount since, as it will be seen below, the amount of salt a rat takes in solution depends to a certain extent on the concentration. Thus, had we offered the rat a 1 % rather than a 3 %

solution, the salt intake would have been higher. We wish simply to make the point here that under a variety of conditions rats will always take salt when

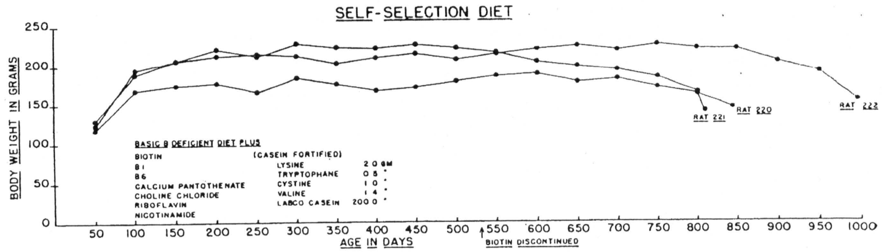


FIG. 3. — Graph showing body weigt curves for 3 Rats on full self-selection diet B. See Table III.

offered separately from the rest of the diet. So far we have not observed an aversion to salt — a complete refusal to touch salt.

COMPARISON OF APPETITE FOR SALT AND FOR MINERALS OTHER THAN SODIUM

1º ***Multiple Mineral choice.*** — Our knowledge of the rat's appetite for minerals other than sodium is limited to that for calcium, magnesium, potassium and phosphorus. Thus, in the self-selection experiment just described, solutions of these minerals were offered in different concentrations along with a 3 % salt solution :

Dibasic sodium phosphate	4 %
Potassium chloride	1 %
Calcium lactate..	2 %
Magnesium chloride.......................	0,5 %

The rats consumed each of the other 4 solutions at least as freely as the salt solution. Fig. 5 shows the daily intake record for the 5 mineral solutions and water, for Rat ≠ 222 whose weight curve is shown in Fig. 3. The record shows only the period for 65 to 255 days. For the first 10 to 20 days most animals showed a marked appetite for potassium chloride. Subsequently they drank less of this solution and more of the magnesium chloride, sodium phosphate and calcium lactate solutions. Actually, they ingested somewhat smaller volumes of the sodium chloride than of the other solutions.

2° ***Interdependence of Appetite for Sodium Chloride and Potassium Chloride.*** — Of special interest at this point is the relation between the appetite for sodium and for potassium salts. Bunge has contended that the salt hunger of herbivorous animals results from the high potassium content of plants, since the large amounts of potassium which must be excreted involve large volumes of urine, thus depriving the animal of corresponding amounts of sodium (5). In an attempt to test this theory Eckert and I gave rats access to a 3 % salt solution, observed baseline intakes for 10 days, then mixed large amounts (1.5 %) of potassium chloride with the diet (6), and conti-

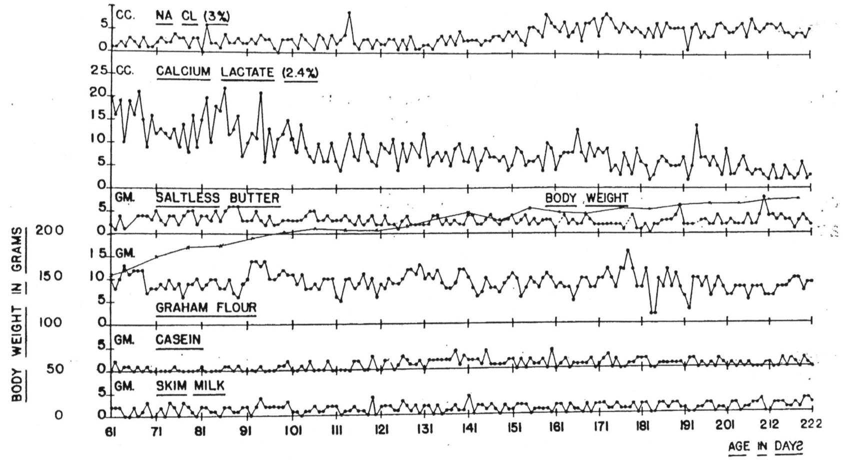


FIG. 4. — Graph showing daily intake of the 6 ingrédients of the stock diet offered separately to a rat between ages 61 to 222 days. Body weight curve showsth at the rat grew at a normal rate.

nued our observations for another 20 days. Fig. 6 shows a typical record. The forced ingestion of this large excess of potassium failed to increase the salt intake in a single animal; rather, if anything, it tended to decrease the salt intake.

More recently a much greater excess of potassium chloride (5 % of diet) failed to increase the intake of a 3 per cent salt solution over a 50 day period.

However, it should be pointed out that when our rats are changed from the stock diet to a self-selection diet they almost always drink large amounts of potassium chloride for 10 to 30 days. Apparently they do not get enough potassium from the stock diet, despite the fact that graham flour, with its high potassium content, constitutes 72.5 % of the diet.

APPETITE FOR HIGH SALT DIETS

So far we have seen how healthy rats react when given free access to both water and a salt solution in addition to salt-poor food. It was clearly demons-

trated that, while the animals were in no way forced to take salt, they consumed small but consistent amounts each day.

The following experiments are concerned with a slightly different question : how do rats react to salt when it is to some extent forced on them through being mixed with their food? Will the rats eat food that contains much salt? How much salt will they eat in this way? What determines the amount? (7)

In these experiments rats were again kept separately in cages of the type shown in the top row in Figure 1. For several weeks, while baselines were being established, the rats received our stock diet prepared without added salt and made with saltless butter. Thereafter sodium chloride was added to the diet in the following concentrations : 2, 4. 6, 8, 10, 15, 20, 25, 35, 50 and 70 % respectively, for 11 groups with 3 rats in each group. Our first step was to determine at what concentration the rats would refuse to eat the diets.

To our surprise, from the first day on with only one or two exceptions, the rats of all 11 groups ate at least a few grams of the food, even those on the diet containing 70 % salt. See Fig. 7. By the 10th day the rats on the 50 % concentration had almost reached their original food intake levels.

TABLE IV

SURVIVAL TIME IN DAYS FOR NORWAY RATS ON SALT DIETS.

Salt Diet in %	*Domesticated* Killed	Died	*Wild* Killed	Died
Control	91, 91, 91		88, 88, 92	
2	91, 91, 91		72, 72, 72	
4	92, 92, 24 +		75, 75	62
6	92, 92, 92		72, 72, 72	
8	92, 92, 92		75, 75, 75	
10	91, 91, 91		72, 72, 72	
15	89, 89, 89		90, 90	89
20	89, 89, 89		90, 90, 90	
25	89, 89, 89		90, 90, 90	
35		41 + 41, 41	42 + , 42 +	18
50		13, 17, 17		6, 14, 14
70		13, 15, 17		9, 9, 11

+ Killed in moribund state.

Table IV summarizes observations made on equal groups of domesticated and wild Norway rats. For the moment we shall be concerned only with the records of the domesticated rats. With the exception of one rat on the 4 % solution that was killed in a moribund state after 24 days, the rats on all salt concentrations through 25 % were in good health at the time they were killed, 89 to 92 days after the start of the diet. On the 35 % concentration 2 rats died in 41 days, the third was killed on the same day. On the 50 % concentration the rats lived 13, 17 and 17 days respectively, while on the 70 % diet they survived 13, 15 and 17 days respectively.

In brief, the rats accepted the high amounts of salt at once, without any hesitation. At first it appeared that in this instance the rat's appetite was misleading it. However, when it was ultimately found that the animals continued to eat high amounts of the salt diets, up to and including the 25 % concentration (See Fig. 8) and that they not only maintained their weights but gained at roughly the same rate as the controls, and remained in good health throughout the 89 to 92 day experimental period (See Fig. 9), it became clear that the rat's appetite had not misled it. Fig. 10 shows the salt intake in gm/kg for these rats. One animal ingested an average daily intake of 32 gm/kg on one day, an incredibly large amount in comparison with 0.6 to 0.8 gm/kg calculated on the basis of 1 % of stock food intake in control experiments. Fowl are also able to ingest large amounts of salt. (8, 9, 10).

DEPENDENCE OF SALT APPETITE ON WATER INTAKE

The explanation for the rat's ability to survive the ingestion of these almost incredibly large amounts of salt is found in the water intake records. In Fig. 11, which shows average daily water intake in cc/m² body surface, it will be seen that water intake increased roughly in direct proportion to salt intake.

The full significance of this relationship is brought out in Fig. 12 which shows water intake in cc/gm of ingested salt on the different concentrations of salt. On concentrations of 4 to 25 %, on which the rats thrived, water intake per gram of salt ranged from 45 to 65 cc. Thus by its voluntary water intake the rat indicated a need of 45 to 65 cc of water per gram of ingested salt.

These results confirm and extend the classical findings of Gamble, Putman and McKhann, (11) and Adolph. (12, 13) The concentrations of salt in the diet used by Gamble, et al, were increased in six steps from 2.9 to 17.4% over a six week period. The rats drank on the average 60 cc of water per gram of salt. It is noteworthy that in man it has been estimated that 60 cc of water are needed for the excretion of each gram of salt ingested (14).

APPETITE FOR HIGH SALT SOLUTIONS

Parallel experiments were undertaken in which fluid intake was restricted to a salt solution. Obviously, then, in order to satisfy its thirst the rat had to ingest salt; further it could no longer regulate its water intake in accordance with the salt intake, as had been possible in the previous experiment. The rats (3 animals in each group) were kept on the low salt diet throughout the experiment and for the first 10 days they had access to plain water. After that, salt solutions of 1, 2, 3, 4, or 5 % replaced the water. Table V summarizes observations made on domesticated and wild Norway rats; for the time being we shall again be concerned only with domesticated rats. All 6 rats in

the first 2 groups, receiving 1 and 2 % salt solutions respectively, survived and were killed at the end of the 65 to 66 day experimental period. One of the 3 rats on the 3 % solution survived and was killed on the 67 th day. The other 2 died after 8 and 30 days respectively. All 6 of the rats on the 4 and 5 % solutions died within 11 days.

TABLE V

SURVIVAL TIME IN DAYS FOR NORWAY RATS ON SALT SOLUTIONS.

Domesticated				*Wild*			
% of Salt Solution	No of Rats	Killed at End of Experiment	Died	% of Salt Solution	No of Rats	Killed at End of Experiment	Died
1	3	65, 65, 65		1	2	46, 46	
2	3	66, 66, 66		2	2	45	9
3	3	67	8, 30	3	2		9, 15
4	3		5, 8, 11	4	2		17, 27
5	3		7, 7, 8				

Fig. 13 shows the intake record of salt solutions for 15 domesticated and 8 wild rats. For the moment we shall be interested only in the domesticated rats. B shows the records of the domesticated rats that survived on the salt solutions. It gives the average daily fluid intake for 10 days on plain water and for 60-70 days in 10-day period on the salt solutions. The average intake of the 3 control rats on plain water did not surpass 25 cc at any time. The rats on the 1 and 2 per cent salt solutions drank the same amounts as did the control rats. The one rat that survived on the 3 % salt solution drank about twice as much as did any of the other surviving domesticated rats. E, G and H give the daily fluid intake records for the rats on the 3, 4 and 5 per cent salt solutions respectively, that died. E shows that one rat survived for 30 days even though it drank large amounts of the 3 % salt solution whereas the other rat died in 8 days. G and H show that most of the rats on the 4 and 5 per cent salt solutions respectively drank much larger amounts of the salt solutions than they had previously taken of plain water, and that they all died in less than 10 days.

The results of these experiments show that domesticated rats will under these circumstances freely drink 1 and 2 per cent salt solutions, that is, they will freely take 1 part of salt to 50 parts of water. One rat drank the 3 % solution and survived — that is, 1 part of salt to 33 parts of water. The other rats apparently were caught in a vicious cycle of drinking more salt solution to satisfy their thirst, but thereby ingesting still more salt, etc.

FURTHER OBSERVATIONS ON THE RELATIONSHIP BETWEEN SALT APPETITE AND WATER INTAKE

More detailed information about the relationship between salt appetite and water intake was obtained in experiments in which rats could regulate both their salt and water intakes. For these experiments we used our so-called taste threshold technique. As described in previous publications (15, 16) the

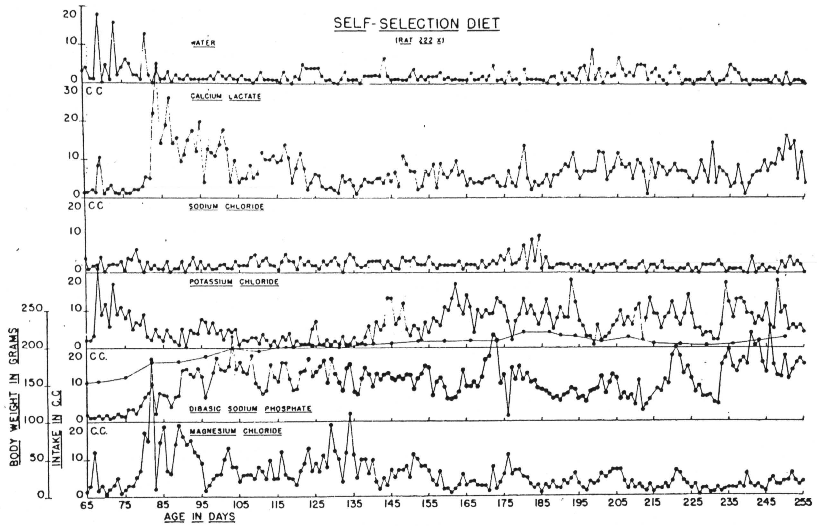


Fig. 5. — Intake of 5 mineral solutions and water of Rat 222 (See Fig. 4) on the full self-selection diet. Records only include period between 65 and 255 days. This Rat lived 1 000 days.

rats are kept separately in cages (lower row in Fig. 1) containing two graduated inverted 100 cc water bottles and a food-cup containing regular stock food. The bottles are matched as closely as possible and placed in strictly symmetrical positions on the cage, where each remains throughout the experiment. Readings are taken daily of fluid and food intakes. For 10-20 days both bottles are filled with distilled water. When after this time the intake from both bottles has leveled off, a subliminal concentration of the solution to be tested is placed in one bottle. If the solution to be tested is one which we anticipate the rat will prefer to water — as in the case of normal dietary constituents

such as salt, sugar or alcohol — the test solution is placed in the bottle from which the rat has previously been drinking the smaller amount. Each day thereafter the concentration of the solution under investigation is increased in small steps. At one point a concentration is reached at which the rat begins to drink more of the solution and less of the water. This is taken as the « taste preference threshold » which will be discussed in greater detail subsequently. With daily increases in concentration, the rat continues to drink more and

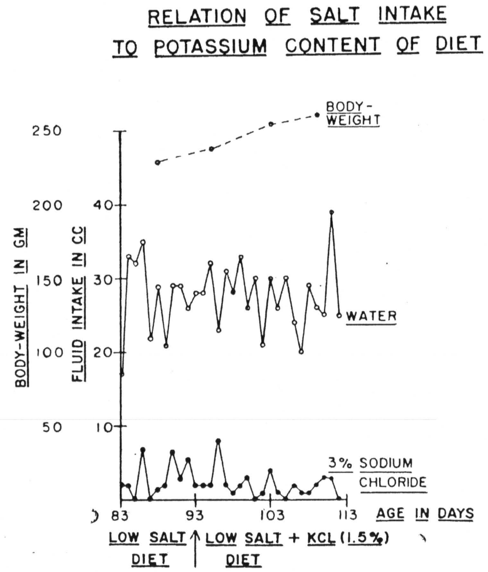


Fig. 6. — Graph showing that high potassium diet did not increase appetite for salt.

more of the solution until a peak is finally reached, beyond which progressively less solution is taken. We have designated this peak concentration as the « maximum preference concentration ». Ultimately a concentration is reached at which the rat will again prefer water to the solution.

Although this technique seems quite simple it should be stated that reproducible curves can be obtained only when all precautions are observed in keeping external conditions as constant as possible and free from all disturbing influences.

Fig. 14 gives the average taste preference threshold curve for 6 rats. Baseline records of water intake are shown for 10 days. Then the bottle with the lower intake was filled with a 0.0001 % concentration of salt solution. Thereafter, over a period of 54 days, this bottle was filled with increasing concentrations, through 3 %. At a concentration of 0.06 % these rats first indicated their recognition of a difference between the salt solution and water

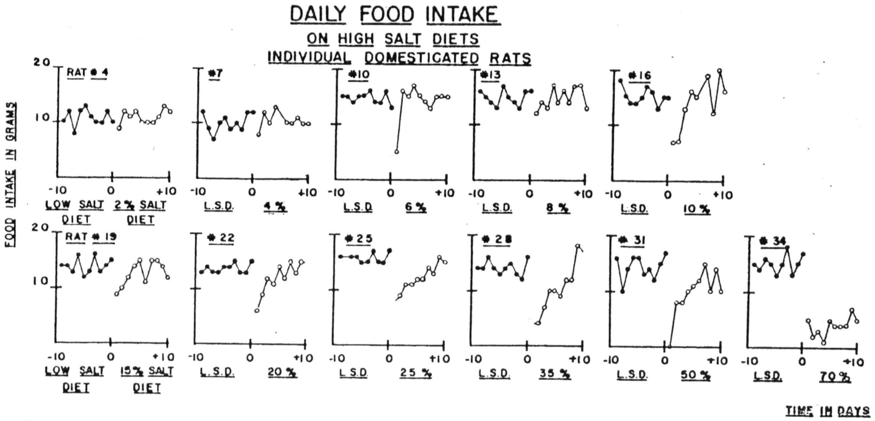


FIG. 7. — Graph showing daily food intake in grams for individual Rats on each of 11 different salt diets. The curves show intake records for 10 days on the low-salt diets and for the first 10 days on the salt diets.

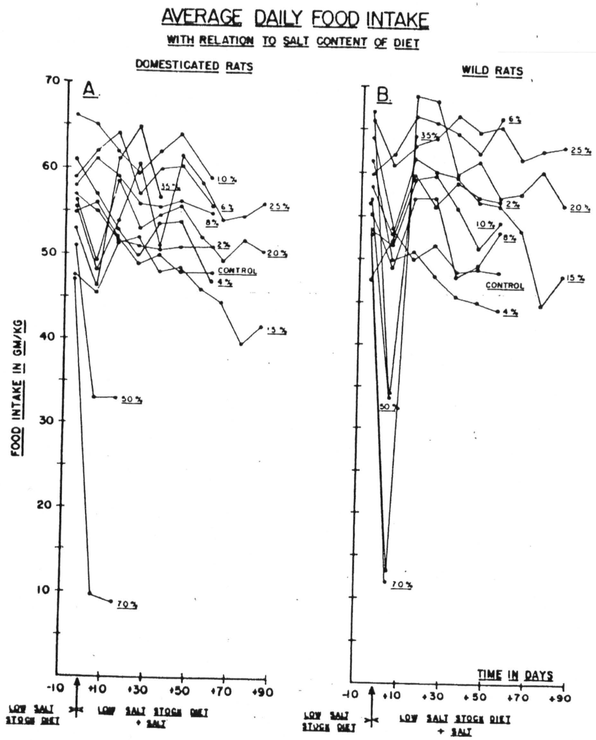


FIG. 8. — Graph showing average daily food intake in gm/kg for domesticated and wild Norway Rats for 10 days on the low salt diet and 70 to 90 days on high salt diets (Averages for 3 Rats on each concentration).

by drinking slightly larger amounts of the salt solution, and slightly smaller amounts of water than previously. With each successive increase in concentration the rats drank more of the salt solution and less water, until the peak intake was reached at 1.0 % — the so-called maximum preference concentration. At the same point the water intake also reached its lowest level. With higher concentrations the intake of salt solution decreased at a rapid rate, finally reaching a very low level at the 3 % concentration. In the

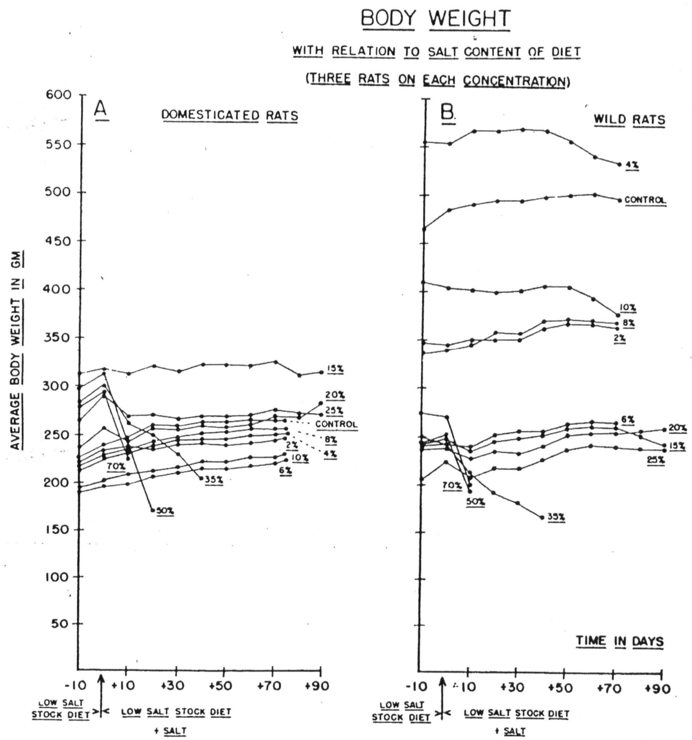


FIG. 9. — Graph showing average body weight in grams for same Rats as in figure 8

meanwhile water intake increased, but at a slower rate. Other workers (17, 18) have reported results in agreement with our data.

When in 1939 we first found that the maximum preference concentration for sodium chloride is at 0.9 to 1.0 %, we were struck by the fact that this concentration is also isotonic with blood. However, the results of further observations have led us to question, or at least to qualify, this finding. Thus, we found that although the salt content of the blood tends to remain very nearly constant the maximum preference concentration can be varied through

quite a wide range by altering the salt content of the diet. Thus, the average taste preference threshold curve in Fig. 15 for 6 rats on a very low salt diet

TABLE VI

W_1 = Total average daily intake of water in cc (bottlesl and 2) during control period before start of taste threshold experiments: i.e. the daily amount of water rats drank to take care of their food and the amount of salt in their diet.
C = Concentration of salt solution in per cent.
S = Intake in cc of salt solution from bottle 'a' at C.
W_2 = Intake in cc from water bottle 'b' at C.
T = Total intake of water in cc at $C = S + W_2$.
S.C = Salt intake in grams at C.
R = Intake of water in cc resulting from the accompanying ingestion of each gram of salt from the salt solution.
S.C.R = Intake of water in cc for total grams of ingested salt from the salt solution.
T = $S.C.R. + W_1 +$
and since $T = S + W_2$.
Then
$S.C.R + W_1 = S + W_2$

$$R = \frac{S + W_2 - W_1}{S.C.}$$

(stock diet prepared without added salt and with saltless butter) shows the maximum preference concentration at 1.2 %. In some groups that had been

TABLE VII

TABLE SHOWING THE AMOUNT OF WATER IN CC TAKEN VOLUNTARILY BY RATS PER GRAM OF INGESTED SALT AT THE VARIOUS CONCENTRATIONS OF THE TASTE PREFERENCE THRESHOLD TESTS CALCULATED ACCORDING TO THE FORMULA IN TABLE VII.

Concentration Salt Solution in %	*Low Salt Diet*	*High Salt Diet*	*Normal Stock Diet*
0,5	65	52	76
0,6	58	50	73
0,7	56	51	73
0,8	62	43	67
0,9	66	41	54
1,0	63	35	60
1,1		54	57
1,2	59	43	44
1,3		47	50
1,4	49	29	45
1,5		26	50
1,6	26	19	30
1,7		10	37
1,8	36	18	39

maintained on the salt-poor food a longer time, it was at 1.4 %. On the contrary, rats kept on a very high salt diet showed a maximum preference concentration which fell well below the isotonic level. Fig. 16 shows the ave-

rage curves for 6 rats on a high salt diet (stock diet with 4 % salt). Here the peak intake fell at 0.7 %. Since salt content of the blood does not vary through any such wide range, it seemed to us that we had to look for another explanation of these peak preference concentrations.

We decided to determine in the first place whether any relationship exists

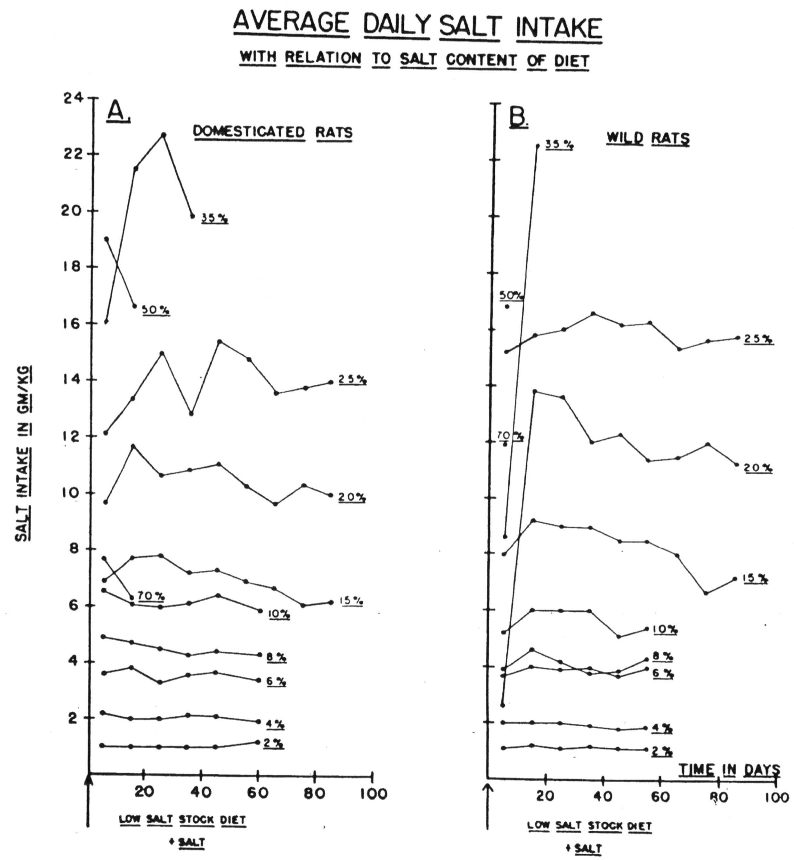


FIG. 10. — Graph showing average daily salt intake in gm/kg for same Rats as in figure 8.

between the water intake — that is specifically, the increase in water intake over the normal level — and the amount of dissolved salt ingested. To calculate the amount of water per gram of additional salt ingested, a formula was derived from the calculations shown in Table VI, the symbols for which are shown in the diagram in Fig. 17.

It was with considerable interest that we found values for R of 50 to 60 cc at the peak concentration for almost all rats. For rats on the regular diet and

low-salt diet the averages were near 60 cc; for the rats on the high salt diet, near 50 cc.

Of even greater interest was the next finding — that after the concentration of salt solution had reached 0.5 %, R = 60 to 70 cc, and that it then tended to decrease to 50 to 60 cc up to and including the peak concentration. With the increasing concentrations beyond the maximum preference concentration R tended to decrease quite rapidly in some instances, less rapidly in others. Table VII summarizes the results of observations on the three groups of rats on the low salt, high salt, and regular salt diets respectively. The values for the rats on the low salt diet ranged from 65 cc of water per gram of added salt ingested at 0.5 % to 59 cc per gram for the peak concentration at 1.2 %, and then decreased. The values of R for the rats on the high salt diets remained quite constant at 50 to 52 up to and through the peak concentration at 0.7 %, then decreased. The values for R for the rats on the stock diet started at 76 cc per gram, then decreased to 60 cc at the peak concentration at 1.0 %, and then decreased.

The results of these experiments indicate that the optimal water intake per gram of salt is that which permits most accurate regulation of osmotic pressure.

Evidence at hand indicates that this amount is determined by the glomerular threshold of the kidneys under normal condition — that 50-40 cc of water are needed for the urinary excretion per gram of salt.

It is of interest that salt solutions are absorbed in increasing amounts from the intestines in concentrations from 0.6 to 0.8 %, then the amount decreases through isotonicity and the process is reversed when water is absorbed into the intestines (19). It is possible that the absorption of salt solution from the intestines may play some part here; as was mentioned, however, the evidence indicates that the kidney excretion rates play the determining role.

TOXICITY OF SALT

At this point a few remarks on the toxicity of salt and the rat's ability to handle salt may be needed.

The results of the present experiments demonstrate the Norway rat's ability to handle salt in very large amounts and over long periods of time. On the basis of these observations alone it could be concluded that salt is not toxic at all to rats. When other considerations are taken into account it becomes clear that salt may be highly toxic to rats, that the beneficial handling of salt depends on their self-regulatory abilities.

Thus we have found that salt given by stomach tube in a single dose killed rats in a few hours in doses as low as 3 to 4 gm/kg. This agrees well with the values determined by Mitchell, et al, for chickens.(8) When given by tail vein injection in a 25 % concentration, salt killed rats instantaneously in doses as low as 0.6 gm/kg. Clearly salt can be very lethal to rats.

Since in the present experiments in which water was available at all times the rats got along well after ingesting such large amounts of salt, it must be concluded that salt, when given with adequate amounts of water is not toxic to rats.

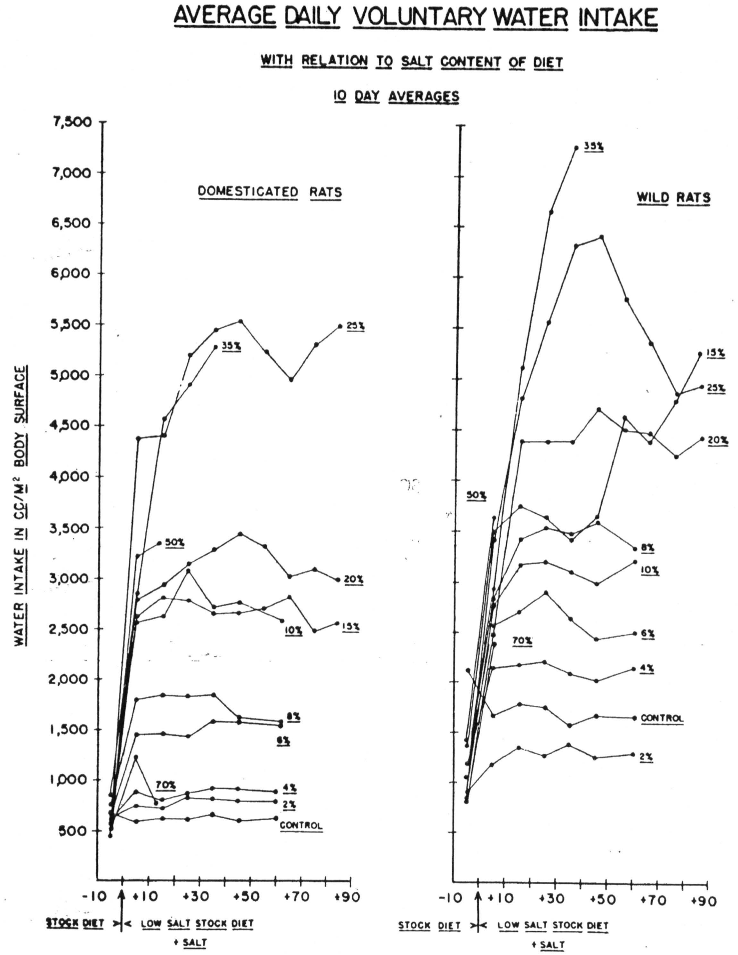


FIG. 11. — Graph showing average daily voluntary water intake in cc/m² body surface for same Rats as in figure 8.

In the experiments on high salt diets the rats made good dietary selections, that is, when the concentration of salt did not exceed 25 %. On higher concentrations they apparently could not regulate any longer because of the operation of a vicious cycle of effets. The presence of the high amounts of

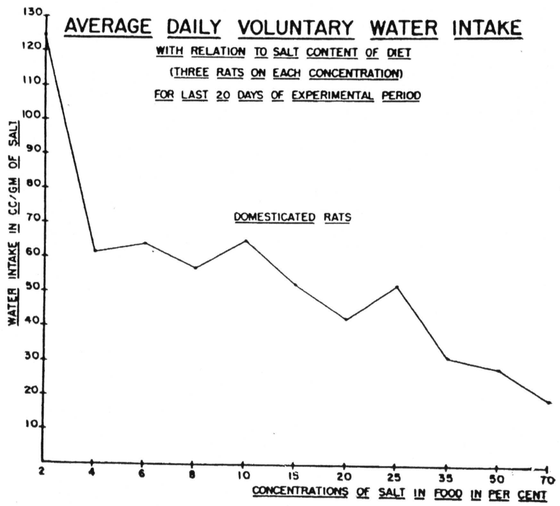


FIG. 12. — Graph showing average daily voluntary water intake in cc/mg of ingested salt for same Rats as in figure 8.

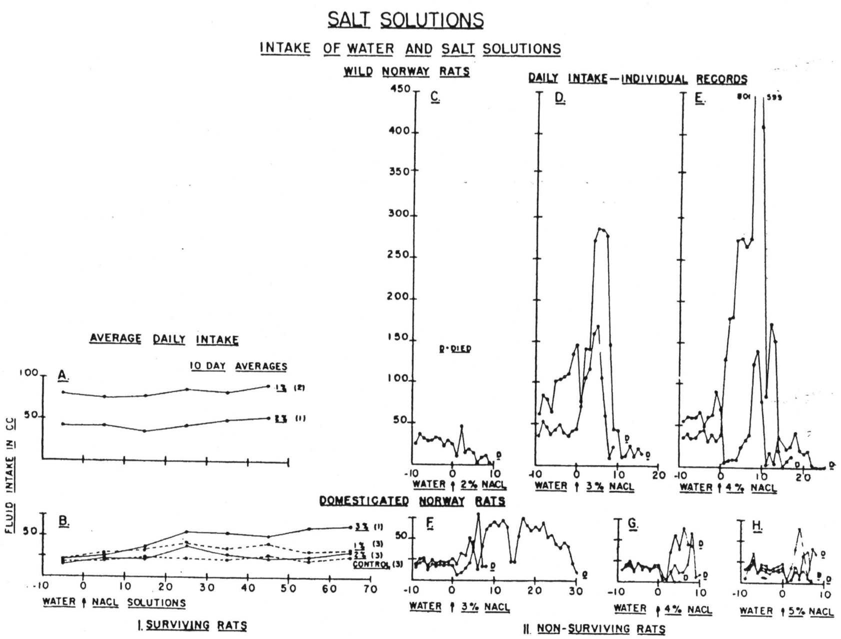


FIG. 13. — Graph showing for domesticated and wild Rats the average daily intake of water for a 10-day pre-experimental period and of salt solutions until the Rats died or were killed.

salt in the diet reduced the caloric content. To get more calories the rats had

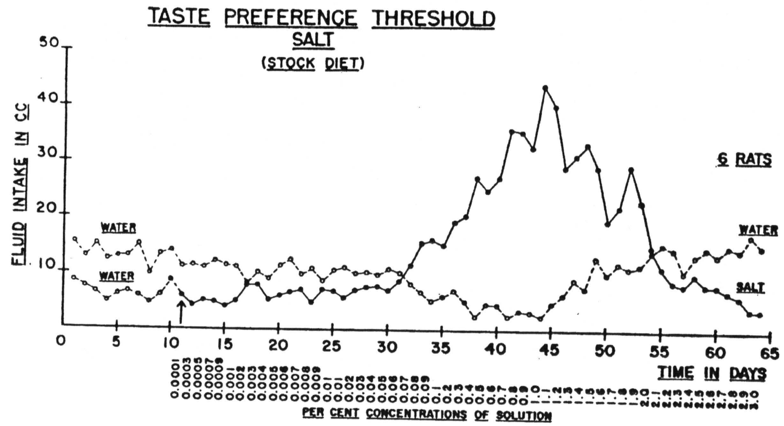


FIG. 14. — Taste preference threshold curves for salt. Average for 6 rats on our stock diet.

to take more salt. To handle the additional salt they had to drink more

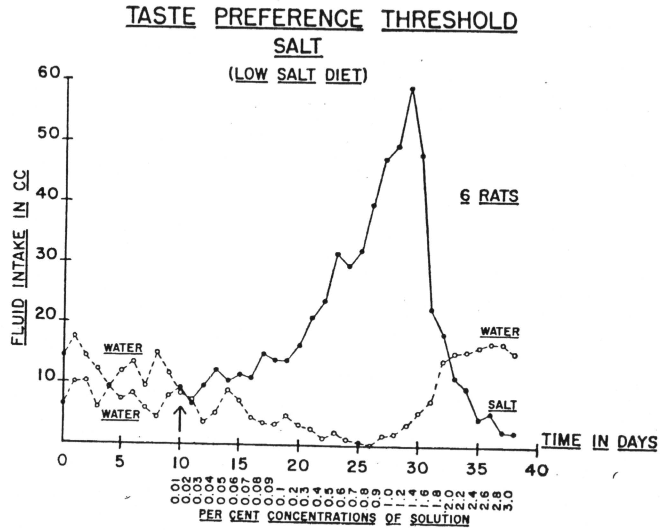


FIG. 15. — Taste preference threshold curves for salt. Average for 6 rats on a low salt diet (stock diet without added salt and with unsalted butter).

water. Our calculations show that on salt diets above the 25 % level they

would have had to drink impossibly large amounts of water to get 50 to 60 cc

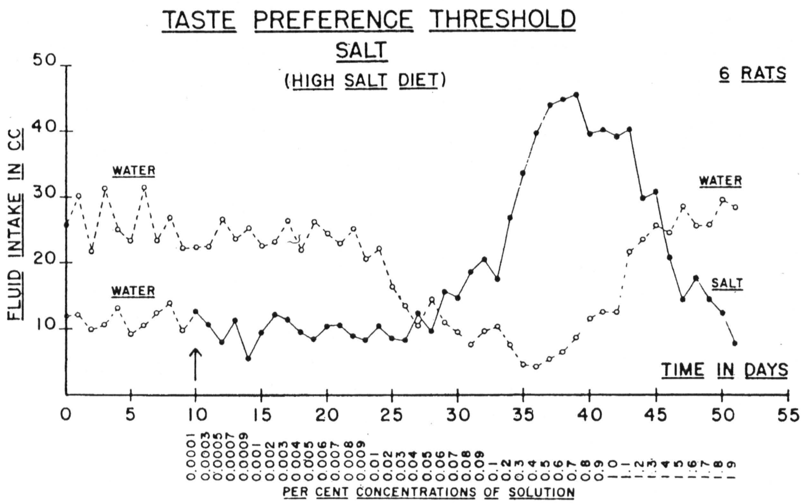


FIG. 16. — Taste threshold preference curves. Average for 6 Rats on a high salt diet (stock diet made with 4 % salt).

per gram of salt. Thus, we see that the rat makes beneficial use of this poten-

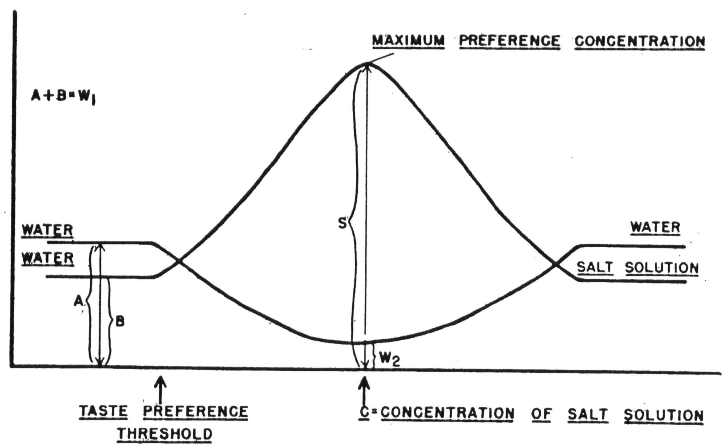


FIG. 17. — Diagram of taste preference threshold curves showing symbols used in calculating formula in Table VI.

tially toxic substance, salt, so long as it is physically possible to do so.

DEPENDENCE OF SALT APPETITE ON ADRENAL SECRETION

The importance of the adrenals in salt metabolism is indicated by the fact that rats die in 5 to 10 days after adrenalectomy, from an excessive loss of sodium, excreted as sodium chloride in the urine (20). This knowledge is confirmed by well-known observations that adrenalectomized rats can be kept alive by supplying salt, either in their food or by injection, as rapidly as it is lost in the urine.

Successful studies on salt appetite after adrenalectomy require removal of all adrenal tissue. Even a small fragment of tissue or a very small accessory nodule will suffice to prevent the appearance of the characteristic post-operative changes. For this reason the illustration in Fig. 18 shows our operative technique used in removing the adrenal. The gland is well visualized at every stage of the operation and care is taken to avoid handling it in any way. To ensure removal of all accessory nodules the vessels are clamped and severed as far away from the adrenals as possible. Fig. 19 shows a drawing of an accesrory nodule on the left side at a location where nodules are most apt to remain when the vessels are not cut close enough to the renal vein (21).

Of interest here is that when domesticated rats are adrenalectomized and given access to salt they will voluntarily take enough salt to keep them alive and free from symptoms of deficiency (3, 22). Some rats will start drinking more salt solution within the first few hours after adrenalectomy. Fig. 20 (Rat133 T) shows a typical record of an adrenalectomized rat kept on a salt-free diet and with access only to water. Almost immediately after adrenalectomy it began drinking less water and losing weight. It died on the 8th day. Fig. 20 (Rat-141 N) shows a typical record of an adrenalectomized rat on a salt-free diet but with access to a 3 % salt solution. This rat started almost at once to drink more of the salt solution. It increased its intake at a steady rate until it was killed 47 days later. It drank normal amounts of water and actually gained weight at a rapid rate.

That this increased appetite of adrenalectomized rats for salt is specific for sodium rather than chloride we were able to demonstrate in several ways (6). Thus, it was found that they showed an increased appetite for solutions of all sodium salts tested. The two lower charts in Fig. 21 shows typical curves for the intake of sodium lactate and sodium phosphate solutions respectively with daily intake records for 12 days before adrenalectomy and for one month or more post-operatively.

That the greatly increased intake of the sodium lactate solution depended on the loss of adrenal secretion we were able to prove by implanting adrenal tissue into the anterior chamber of the eye. Fig. 22 shows a drawing of the technique used in implanting tissue in the eye — a technique frequently

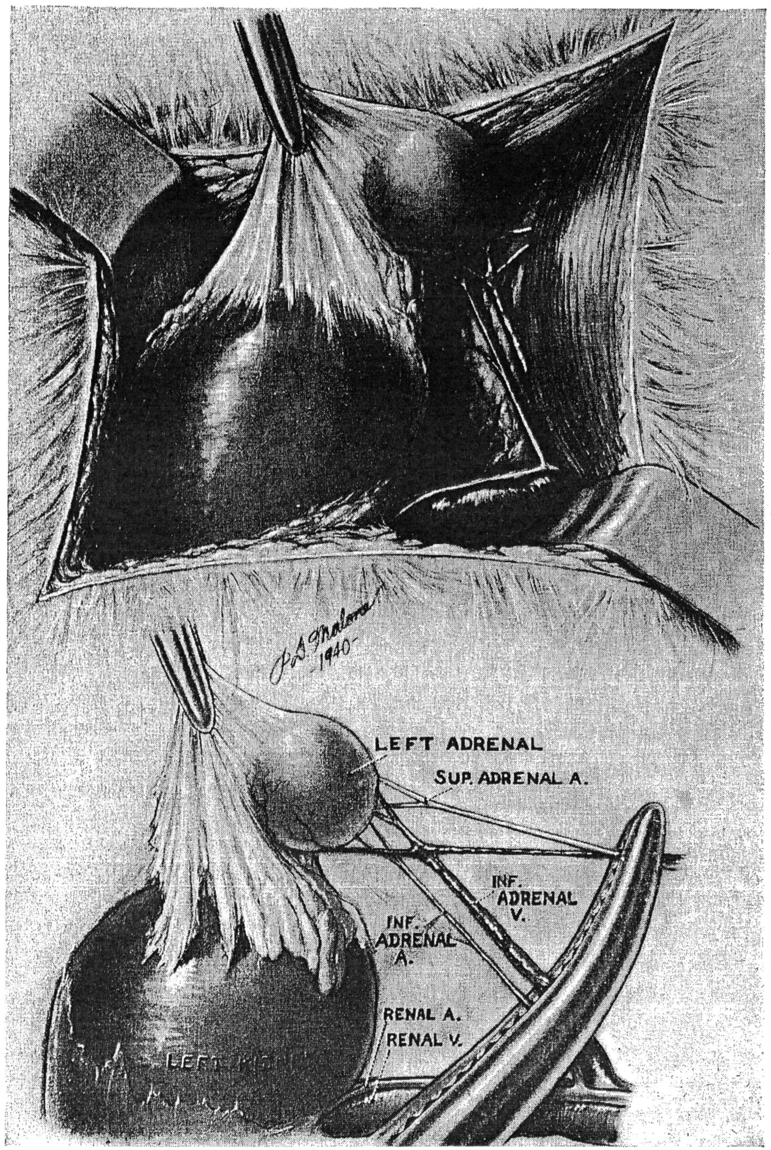


FIG. 18. — Drawing showing the operative technique used in removing the adrenal glands in Norway rats.

employed in these self-selection experiments. Within less than 10 days after implanting this tissue the intake of the sodium lactate solution began to

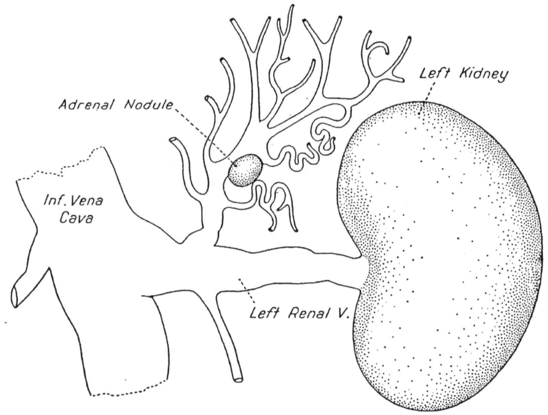


FIG. 19. — Drawing showing an accessory nodule remaining after unsuccessful adrenalectomy.

decrease and within a few more days it had returned to the low pre-operative level.

In contrast we found that adrenalectomized rats did not develop an

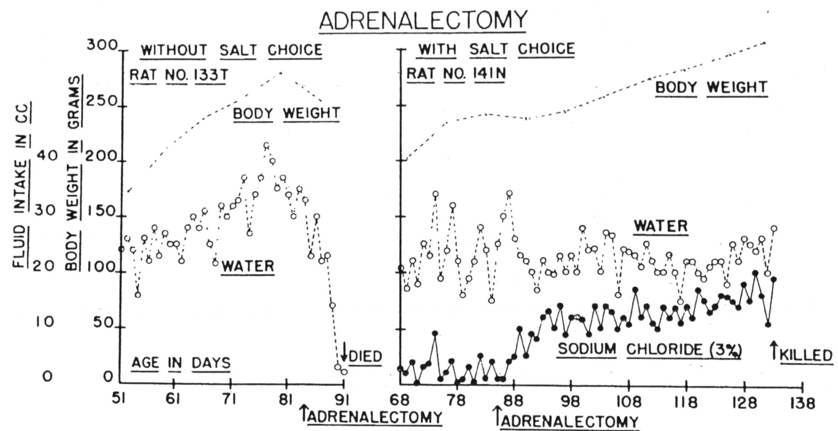


FIG. 20. — Record of two adrenalectomized rats, one without and one with access to a 3 % salt solution. Both rats were kept on low-salt diet.

increased appetite for chlorides supplied as magnesium chloride or aluminum chloride, and in most instances as potassium chloride, and as a result died just as they would have without access to any sodium chloride solution. See Fig. 21.

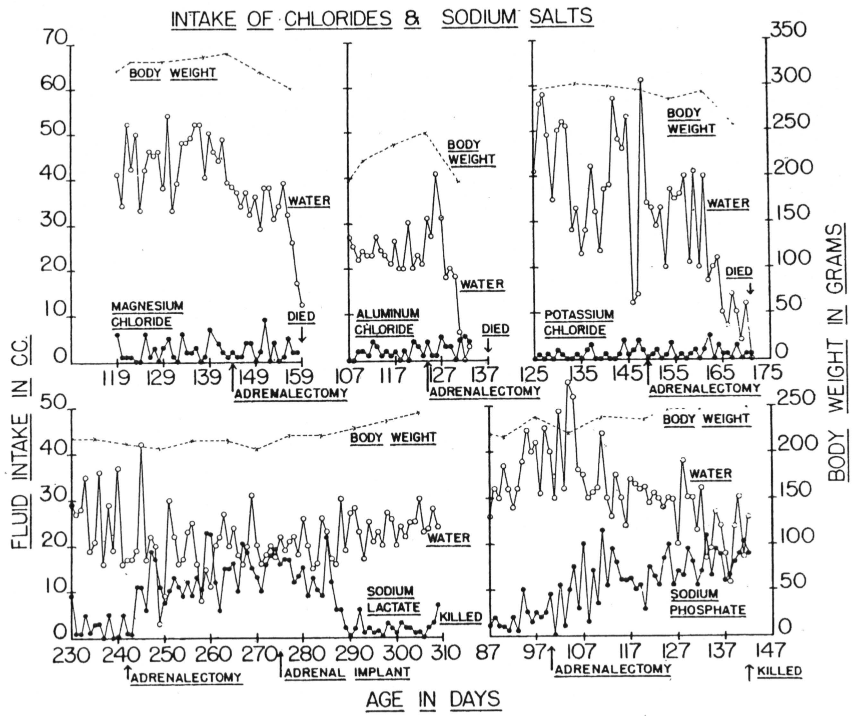


FIG. 21. — Typical records showing the appetite of adrenalectomized rats for three chloride and two sodium solutions.

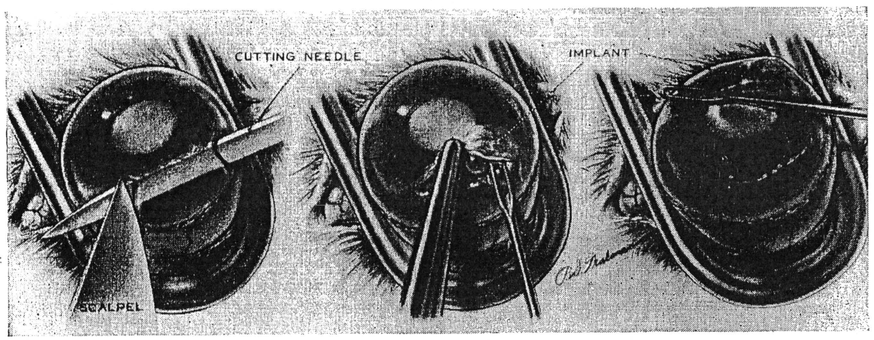


FIG. 22. — Drawing showing the operative technique used in implanting tissue to the anterior chamber of the eye. In this instance an ovary was implanted. In a successfu graft vessels of implant can be seen after a few days.

Noteworthy in view of the current belief in regard to the antagonistic action of sodium and potassium is that in a few instances we have found that the adrenalectomized rat clearly indicates that potassium chloride may replace sodium. Thus, for example, the rat whose record is presented in Fig. 23 was given access to a 1 % solution of potassium chloride and kept on our stock diet for 10 days. It drank about 3 cc per day. Salt was then omitted from the stock diet (no added salt and saltless butter). Within a few days the rat began drinking considerably larger amounts of the potassium chloride solution. Forty days later it was adrenalectomized. Here to our surprise it drank even larger amounts, continued to gain weight and remained free from symptoms of

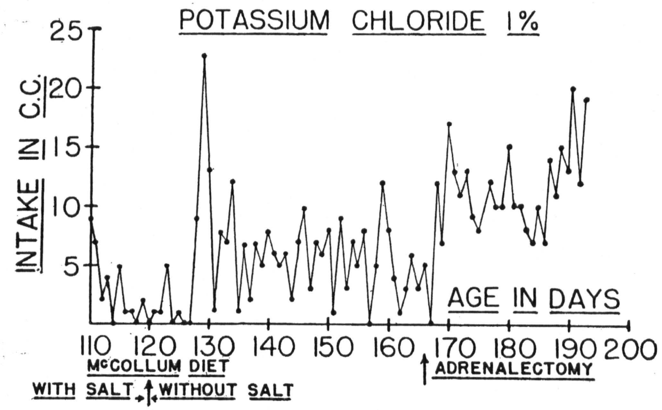


FIG. 23. — Typical record showing changes in appetite for a potassium chloride solution shown by rats when changed from stock diet to a low salt diet and later when adrenalectomized.

deficiency. No adrenal nodule was found at autopsy. It is possible that one may have been overlooked. Even with the presence of a nodule this increased potassium intake and the rat's survival after adrenalectomy are difficult to explain in terms of a strict opposition between sodium and potassium.

However, adrenalectomized rats may show an appetite for electrolytes other than sodium — specifically those found in normal blood serum. This was observed in experiments reported with Eckert in 1938 (6). In these experiments 6 rats maintained on our stock diet were offered access to the solutions of the following 6 salts which include most of the electrolytes ordinarily present in blood plasma :

Sodium chloride	3 %
Dibasic sodium phosphate	2 %
Potassium chloride	2 %
Ammonium sulfate	1 %
Calcium lactate	2,4 %
Sodium iodide	1 %

During the control period the rats took only small amounts of any of these

solutions, while after adrenalectomy they began to take more of all of the solutions except sodium iodide. The daily intakes of these 6 solutions showed steady increases throughout the 40-day period. Sodium chloride showed the greatest increase, potassium chloride the least. All of the animals gained weight at approximately the normal rate and gave every indication of living indefinitely.

The results are summarized in Fig. 24 which shows the average total daily intakes of the different ions for 6 rats for 10 days before adrenalectomy and

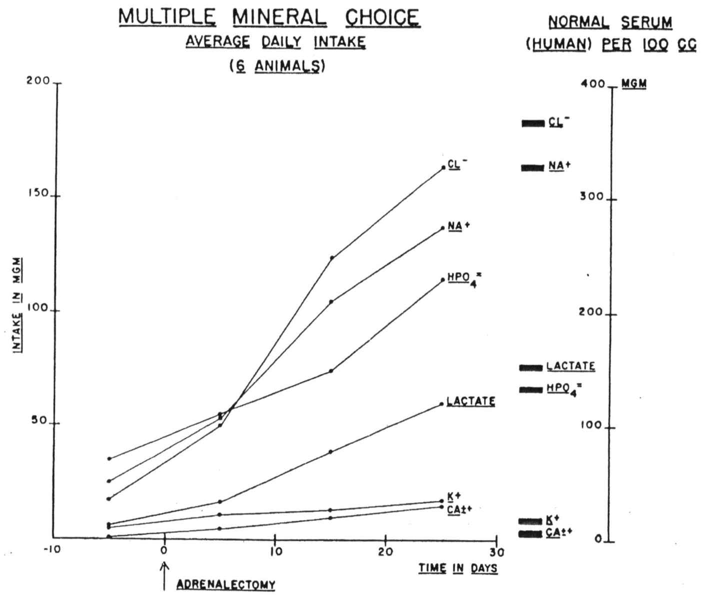


FIG. 24. — Average daily intake curves of ions from mineral solutions of 6 Rats before and after adrenalectomy.

for three subsequent 10-day periods. The relative amounts of the 6 ions is of interest here. In the 20 to 30 day post-operative period the rats took the largest amounts of sodium and chloride, 137 and 163 mg respectively; the lowest of calcium and potassium, 15 and 17 mg respectively; and intermediate amounts of lactate and phosphate, 58 and 87 mg respectively. It is surely not coincidence that the various ions are voluntarily ingested in essentially the same proportions in which they occur in normal human blood serum. This is graphically represented by comparison between the blood serum values for rats and human beings as seen in Fig. 24. These results indicate that adrenalectomy is followed by a loss of all of these ions rather than of sodium alone. Similar conclusions were arrived at by Rubin and Krick in their metabolic studies of adrenalectomized rats on the basis of urinary and fecal excretion (23).

These results also throw light on the potassium-sodium relationship; they show that when the intake of sodium and other blood plasma ions is increased the potassium intake may actually be increased above the normal level with definitely beneficial results.

Further evidence for the close relationship between salt appetite and adreno-cortical secretion was obtained from experiments in which adrenalectomized rats were treated with daily injections of DCA (Percorten). In these experiments the rats had access to our low salt diet, a 40 % solution of dextrose, and a 3 % solution of sodium chloride and water (21). Fig. 25 presents a typical record showing the dextrose and salt intakes of a rat before adrenalectomy, after adrenalectomy, during treatment with daily injections of DCA,

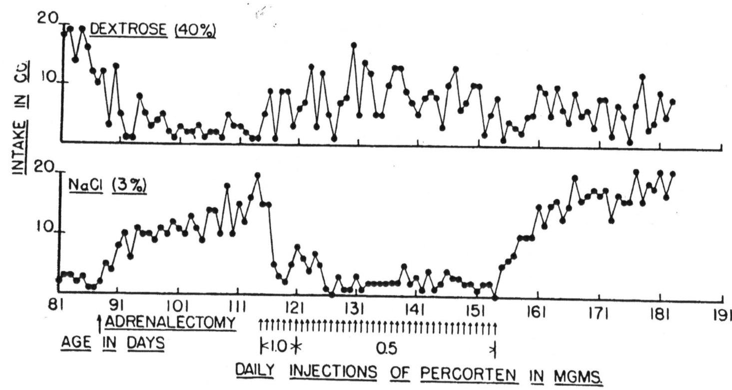


FIG. 25. — Typical record showing the changes in appetite for a 40 % dextrose solution and a 3 % sodium chloride solution of an adrenalectomized rat before, during and after treatment with daily injections of DCA (Percorten).

and after discontinuation of treatment. Almost at once after adrenalectomy all the rats showed an increased appetite for the salt solution, while taking smaller amounts of the sugar solution. After 25 days, when the intake of the salt solution had reached a high level, and that of the sugar solution had dropped almost to zero, daily injections of DCA (1.0 mg — later 0.5 mg) were started. There was an immediate and striking effect. The rats reversed themselves, taking hardly any of the salt solution while starting to drink more of the dextrose solution. Discontinuation of DCA treatment at the end of 40 days was followed by a dramatic return of the salt craving but only a small decrease in the sugar appetite.

The results obtained from these experiments demonstrated the close dependence of salt appetite on the presence in the body of some salt retaining hormone, or some similarly active material, presumably aldosterone, which might be produced in the glomerulosa layer. This thin outer layer can clearly be seen in the section of adrenal of the domesticated rat in Fig. 26 A & B. Administration of DCA can thus completely replace the loss of salt-

controlling hormone from the adrenals. The animals are again able to conserve salt.

An extension of these experiments in which we tested the effect of DCA injection on the salt appetite of normal rats yielded a most unexpected result (24), as may be seen in a typical record in Fig. 27. This rat had access to a 3 % solution of sodium chloride, a 1 % solution of potassium chloride, water and a low salt diet. It was treated during two separate periods with DCA. During the first period the daily dosage started at 0.5 mg and was ulti-

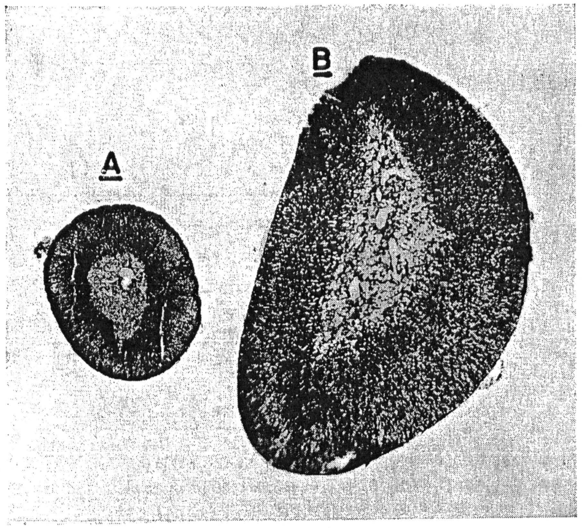


Fig. 26. — Section of andrenal glands of domesticated male (A) and wild male Norway Rat (B). Both rats weighed 396 grams. H.-E stain. The domesticated rat came from our colony; the wild rat was shot on a farm.

mately increased to 5 mg. The record shows that this treatment greatly increased the voluntary intake of both mineral solutions, with a relatively greater increase in the case of the potassium chloride. However, the intake records for the two mineral solutions did not parallel one another at any time after the initial increase — they seemed to vary quite independently of one another. Water intake decreased during the first 35 days of treatment, then increased sharply to a level about twice the pre-treatment level. Discontinuation of treatment was followed by an immediate drop to the original intake levels of sodium chloride and water. The intake of potassium chloride was low at the time so we don't know how it might have been affected. Daily treatment was resumed after 65 days, with 2.5 mg DCA per day; there was again a prompt and marked increase in the intake of both mineral solutions and water. Sodium chloride increased at quite a constant rate, whereas

potassium chloride increased to high peaks only to drop to normal in between.

It is clear from these observations that in normal rats DCA treatment produces a greatly increased need for salt, rather than a decreased need as might have been anticipated from the adrenalectomy experiments. Of added interest is that it also resulted in a great need for potassium chloride and water.

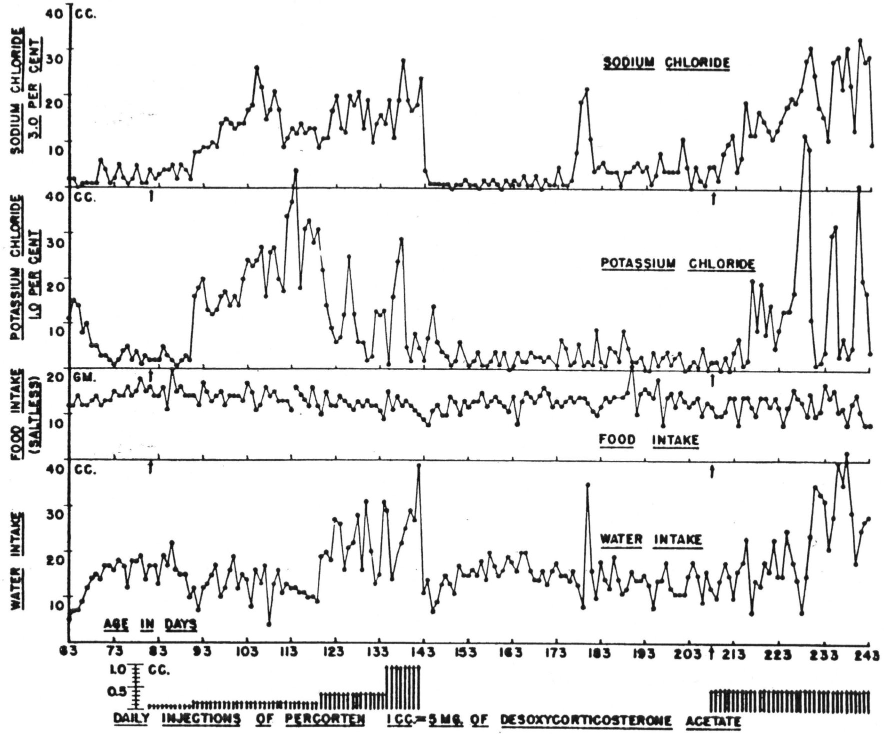


Fig. 27. — Typical record showing the changes in appetite for sodium chloride and potassium chloride solutions, for food and water, produced in a normal rat by daily injections of DCA (Percorten).

Further experiments were undertaken to determine whether the DCA treated rats primarily need salt or water or both. Rats were given access to our low-salt stock diet and plain water, and treated daily with DCA. Then a 1 % solution of sodium chloride replaced the tap water. Fig. 28 shows a typical record. DCA had no effect on the intake of plain water, but produced a great increase in fluid intake when 1 % salt was added. So that the DCA treated rats may have an increased need for salt rather than water.

In further agreement with this conclusion, it was found that while DCA

treatment had no effect on the water intake of rats kept on a low salt diet, it did produce a definite increase in water intake of rats kept on a high salt diet. Fig, 29 gives typical records.

Similar results have been reported by Braun-Menendez and his co-workers (25, 26, 27, 28). They have recently extended their observations to other substances than DCA. Neither glycyrrhetinic acid or Dirnate had any effect on salt appetite of normal rats, but the former reduced the salt intake of adrena

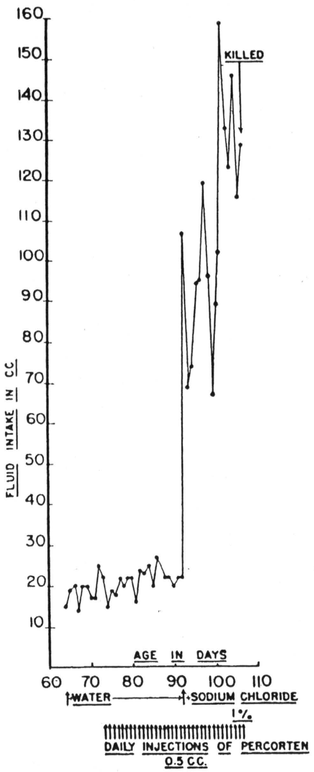


FIG. 28. — Typical record showing the lack of effect of daily DCA (Percorten) injections on water intake in the absence of salt and the large increase produced in fluid intake by substituting a 1 % salt solution for the water.

lectomized rats to normal. Dirnate prevented DCA from producing an increased salt appetite of normals. Renin produced a temporary increase in salt appetite in normals.

We still do not have an adequate explanation of the increased need for sodium chloride and potassium chloride of normal rats treated with DCA. As suggested in our original paper, it may be that the increased sodium retention does not result in an increase of available sodium in the circulating blood. It is also possible that had we offered the rats the full range of electrolytes used in the adrenalectomy experiments we might have found an increased need for all the components of blood serum.

At this point attention may be drawn to an aspect of the part played by salt that warrants special comment: that the amount of this all-important substance remains fixed at such a constant level in the blood despite the wide range and difference in the amounts that are ingested. On the one hand, it is difficult to reduce the salt content of a diet low enough to produce visible

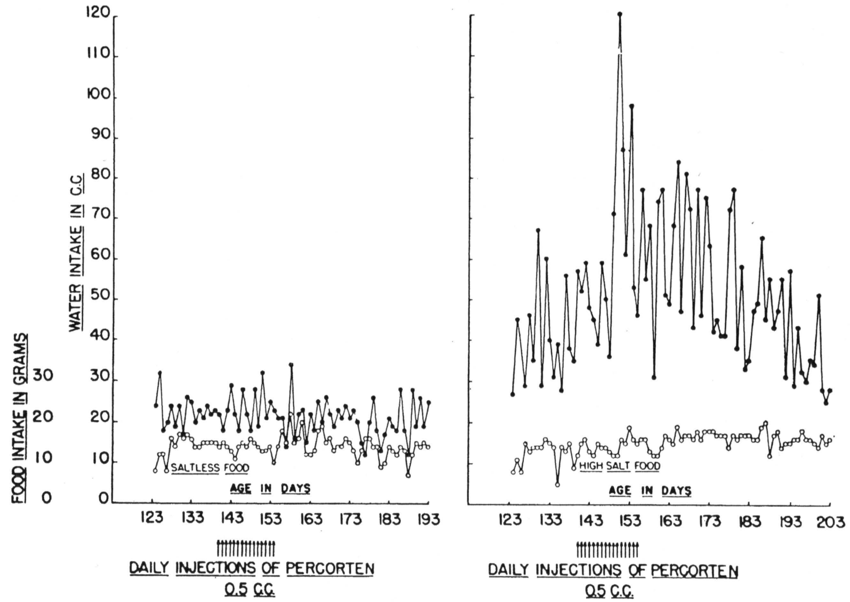


FIG. 29. — At the left a typical water intake record of a rat on a saltless diet treated daily with DCA; and at the right a typical water intake record of a rat on a high salt diet treated baily with DCA (Percorten).

signs of nutritional deficiency. Osborne and Mendel found that young rats grew normally on diets containing only 0.035 % of salt, making a daily intake of only 20 mg/kg (29). On the other hand, the present experiments have shown that rats may thrive on diets containing 15 to 25 % salt, a daily intake of 15 to 20 gm/k, a thousand-fold difference. Under conditions of salt deficiency adrenal secretions must give the animal an incredible ability to conserve salt.

SALT APPETITE AND ITS MODIFICATION UNDER OTHER CIRCUMSTANCES

PREGNANCY AND LACTATION

One of the most interesting changes in the salt appetite of rats occurs in females in the 3rd and 5 th day after mating. At this time pregnant rats suddenly begin drinking appreciably greater amounts of an already previously

available 3 % salt solution (30). This was demonstrated both when the rats had access to our stock diet and a 3 % salt solution, and when they were offe-

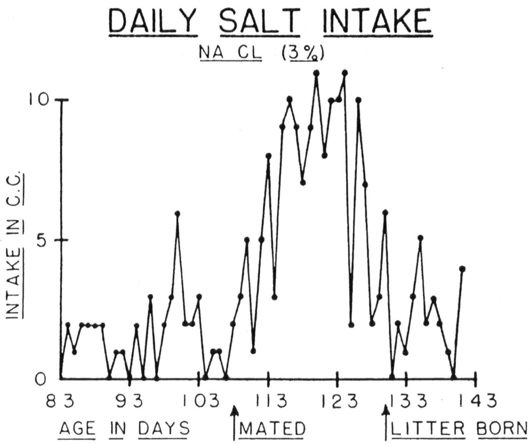


FIG. 30. — Typical record showing the increase in salt appetite on the 5th day after mating. The rat had access to a stock diet and a 3 % salt solution.

red the self-selection diet A described above. Fig. 30 shows a typical record for a rat with access to the stock diet and a 3 % salt solution. Before mating the daily salt solution intake averaged about 3 cc. On the fifth day after

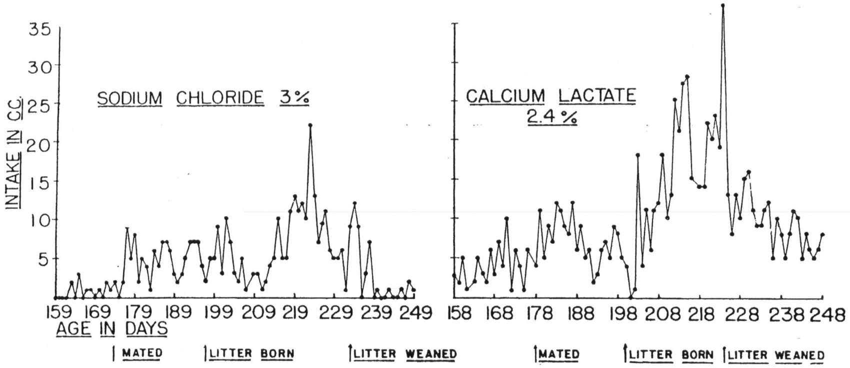


FIG. 31. — Typical daily intake records for one rat showing the effects produced by pregnancy, lactation and weaning on the appetite for a 3 % solution of sodium chloride and a 2.4 % solution of calcium lactate. This rat had access to self-selection diet A described in table II.

mating it increased sharply to a level near 8 cc and later to 10 cc where it remained until the litter was born.

Fig. 31 shows a typical record of the sodium chloride and calcium lactate intake of a rat that had access to the full self-selection diet B (See Table III) (31). On the third day after mating this rat suddenly started to drink much more of

the salt solution and continued to drink large amounts throughout pregnancy. After the birth of the litter it still took large amounts for about 7 days, then for 10 days drank appreciably less. After that and almost up to the time of weaning of the litter it again drank very large amounts of the salt solution, stopping abruptly only a few days after weaning of the litter. In contrast,

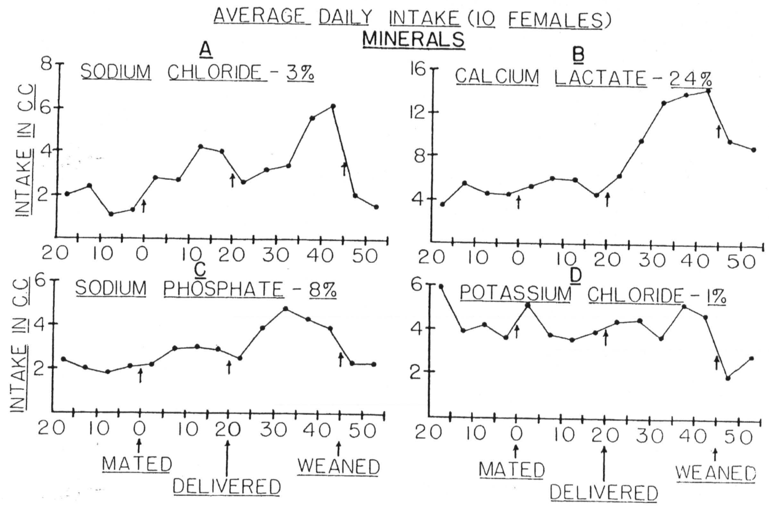


FIG. 32. — Graphs showing average daily mineral intake for 5-day periods of 10 Rats before mating, during pregnancy and lactation, and after weaning. Rats had access to substances listed with self-selection diet A.

during pregnancy this rat did not show such a marked appetite for the calcium lactate solution; however, during lactation it drank much larger amounts and continued to take remarkably large amounts for several weeks after weaning the litter. Fig. 32 summarizes the observations made on mineral appetite before mating, during pregnancy and gestation, and after weaning. The curves show daily intake averages for 10 females, each nursing 8 young.

THE SIGNIFICANCE OF TASTE AND EXPERIENCE IN MODIFICATION OF SALT APPETITE

In the first experiments of this series we undertook to determine the effect on the salt appetite of adrenalectomized rats produced by sectioning the taste nerves to the tongue (32). Fig. 33 shows the operative approach to the chorda tympani, which is supposed to carry all taste sensation from the anterior two-thirds of the tongue. This nerve can be avulsed between its emergence from the auditory bulla and its junction with the lingual nerve. The approach is

the same as for an hypophysectomy. The upper portion of Fig. 34 shows the lingual nerve under the tongue. A long piece of the nerve can be avulsed from this exposure. In following the nerve centrally, care must be taken not to peel small fibrils away from the main trunk where they can be left intact when

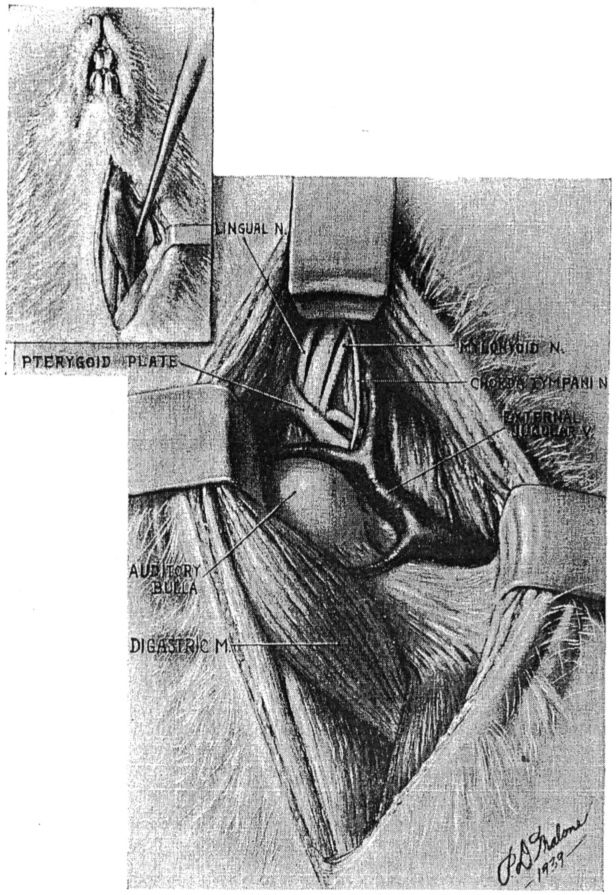


Fig. 33. — Drawing showing operative technique for the avulsion of the chorda tympani nerve.

the main trunk is cut. Thus it is seen that avulsion of the lingual nerve under the tongue also sections the chorda tympani. The lingual nerve carries general sensory nerves and possibly some taste fibres.

The lower portion of Fig. 34 shows the operative approach to the glosso-pharyngeal nerve and the pharyngeal branch of the 10th. Long portions of these two nerves can readily be avulsed.

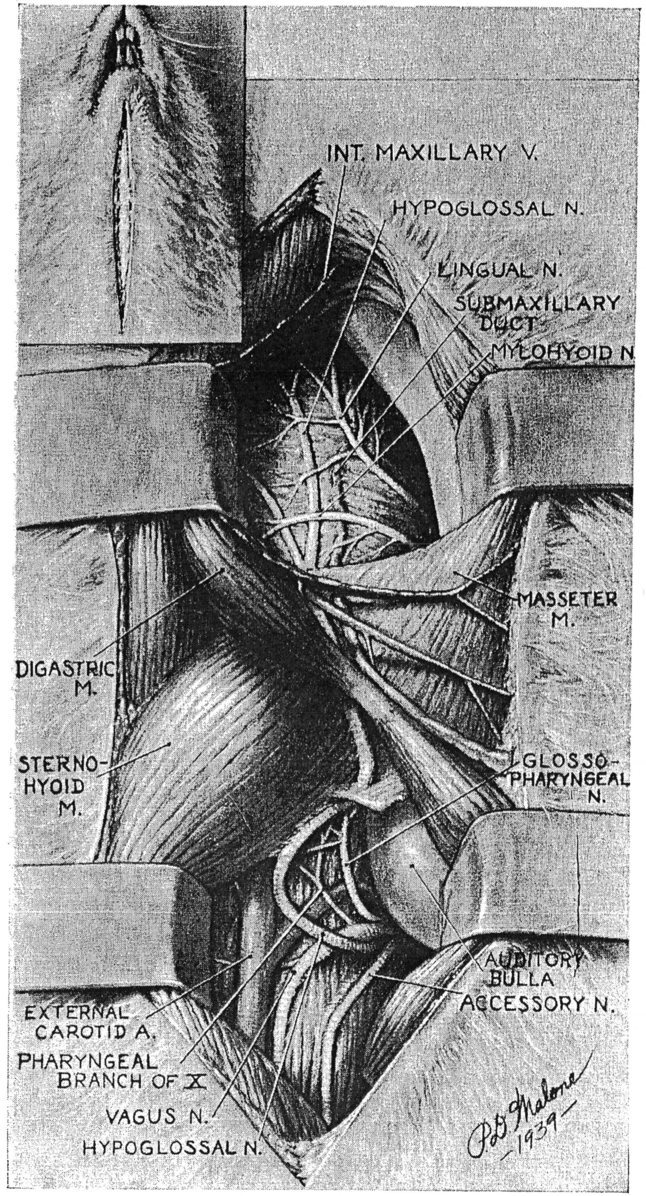


Fig. 34. — Drawing showing the operative technique used in avulsing the lingua and glossopharyngeal nerves and the pharyngeal branch of the 10 th nerve.

All of these procedures can be carried out under 3-4 times magnification, except the chorda tympani avulsion for which a higher magnification may be required. All operations can be performed without cutting any muscles or vessels and so are bloodless. With practice, all of these nerves can be sectioned on both sides in 15 to 20 minutes.

Successful section of all taste nerves should produce atrophy of all of the fungiform, folliate and circumvallate papillae. Whether any fungiform papillae remain can be determined immediately after killing the rat by injecting the tongue with methylene blue through the carotid arteries. This stain collects in fungiform papillae and renders them readily visible under a dissec-

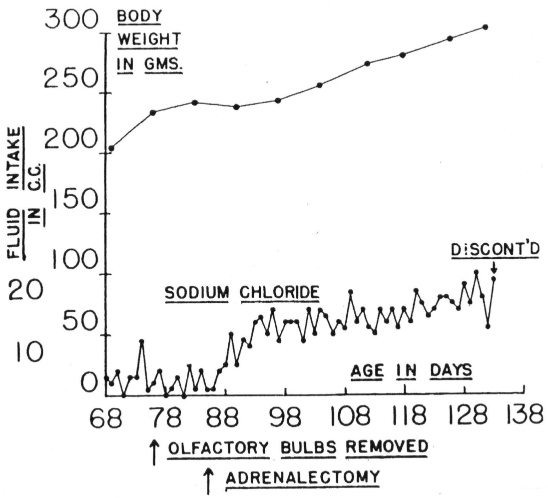


FIG. 35. — Typical daily intake record showing the increased salt appetite of a rat from which the olfactory bulbs had been removed before adrenalectomy.

ting scope. Atrophy of the folliate and circumvallate papillae can be determined by gross inspection of the removed tongue. The results of inspection can be checked by study of histological sections.

So far, we have rarely, if ever, succeeded in eliminating all of the fungiform papillae. Invariably a few remain intact either at the tip or on the lateral surface of the tongue. Whether these remaining papillae receive their innervation from stray fibres from the chorda tympani and linguals or from some other nerves we do not know. Likewise we have succeeded in only a few instances in producing full atrophy of all of the folliate papillae and of the circumvallate papillae. Here again we assume that some taste nerves must reach these structures through at present unknown channels.

Before starting experiments on the effect of sectioning of taste nerves on the adrenalectomized rat's ability to regulate its salt needs, we ran some control observations on the effects of removal of the olfactory bulbs, in order to determine whether by any chance this ability could be in any way dependent on olfactory mechanisms. Fig. 35 shows a typical record. In every instance

adrenalectomy was followed by the same increased salt appetite in the anosmic as in normal rats.

Following this, experiments were undertaken in which the taste nerves were cut singly and in various combinations before the rats were adrenalec-

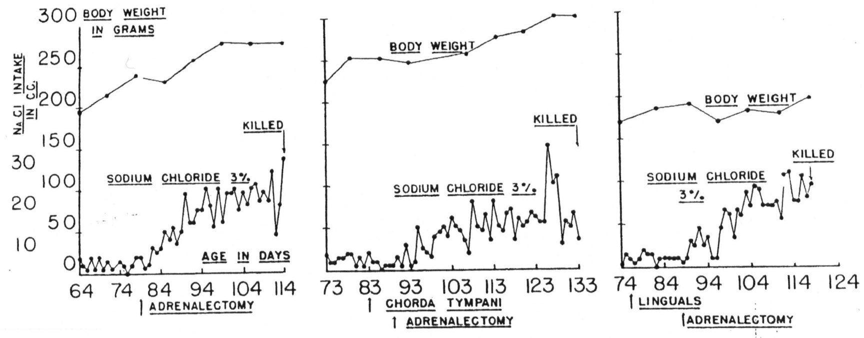


FIG. 36. — Typical daily intake records showing that section of the chorda tympani or lingual nerves had no effect on the adrenalectomized Rat's ability to regulate its salt intake.

tomized. In each instance the rats were kept on a low salt diet and given access to a 3 % salt solution and water for 10 days before adrenalectomy. The graph on the left in Fig. 36 records the usual large increase in salt intake pro-

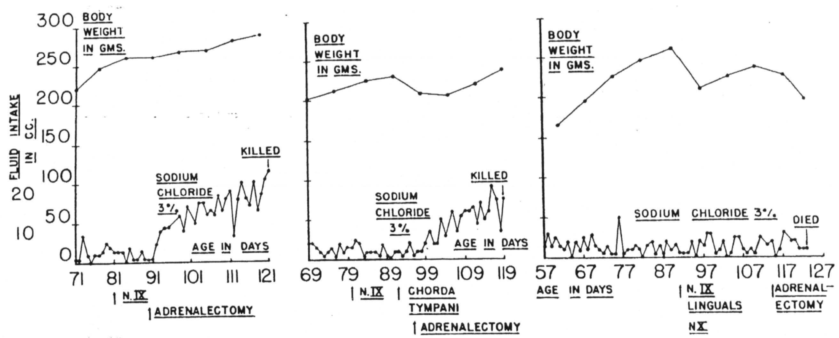


FIG. 37. — Typical daily intake records showing that section of the 9th nerve did not impair the adrenalectomized Rat's ability to regulate its salt intake; likewise that section of the 9th and chorda tympani nerves had no effect; but that after section of the 9 th, lingual and pharyngeal branches of the 10th nerve, the adrenalectomized Rat no longer recognized the salt solution and so died.

duced by adrenalectomy in an unoperated rat. The center graph shows that after sectioning of the chorda tympani adrenalectomy still produced a similar increase in salt intake. The graph at the right shows the same effect in a rat adrenalectomized after peripheral sectioning of the lingual nerves.

In Fig. 37 the graph at the left shows that sectioning of the glosso-pharyngeal

nerve alone had no effect on the rat's salt appetite either before or after adrenalectomy. The center graph shows that even after sectioning of the glossopharyngeal and chorda tympani nerves, adrenalectomy still resulted in the usual increase in salt intake. However, the graph at the right shows that after sectioning of the glossopharyngeal, linguals and the pharyngeal branch of the 10th nerve, the adrenalectomized rat failed to show the usual increase in salt intake. Apparently it did not recognize any difference in taste and continued to drink only as much salt solution as before operation, so that it died in 8 days, exactly as we would have anticipated had it not had access to the salt solution.

Table VIII summarizes the results of these studies. It shows the total

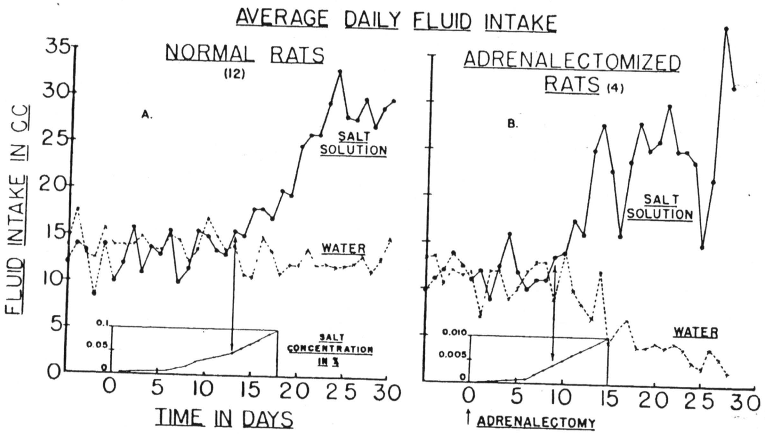


FIG. 38. — Average taste preference threshold curves for salt from 12 normal and 4 adrelectomized Rats.

number of rats used in the various experiments, the number succumbing after each procedure, and mortality in per cent. In control experiments, all 24 rats kept on a salt-free diet and without access to a salt solution died after adrenalectomy, while 23 of 24 rats kept on a salt-free diet but with access to a 3 % salt solution survived adrenalectomy. All 5 adrenalectomized rats survived after sectioning of the glossopharyngeal nerves; 1 of 6 died after sectioning of the linguals; 4 of 11 died after section of the chorda tympani; 1 of 5 died after combined sectioning of the 9th and chorda tympani nerves; while all 10 rats died after sectioning of the 9th and linguals or of the linguals and the pharyngeal branches of the 10th.

Despite the persistence of innervation of a few taste buds, it appeared that the faculty of taste was essentially destroyed in these last two groups of rats. Hence these results indicated that when the adrenalectomized rats were no longer able to taste the salt they did not increase their intake and consequently died.

The results of these experiments are however by no means conclusive.

They must be repeated in an effort to denervate all taste buds not only on the tongue but on the roof of the mouth and in the pharynx. Also it will be necessary to make self-selection studies after taste nerve denervation in normal animals.

Pfaffmann (33) had recently found that combined sectioning of the chorda tympani and glossopharyngeal nerves significantly flattened the preference-aversion function for sodium chloride and reduced the aversion to quinine.

More information about the normal rat's ability to taste salt came from the aforementioned taste preference threshold studies (15). It was found that the normal rat receiving our stock diet prefers salt solution to water when the concentration reaches 0.055 %. Fig. 38A shows average curves for 12 rats. This means that if the rat drinks 10 to 15 cc of the salt solution it will ingest 6 to 10 milligrams of salt during a 24 hour period. It seems unlikely that this amount of salt could have any physiological effect. Accordingly, we have assumed that the rat must drink more of the solution because of its taste.

Even more remarkable here is the finding that adrenalectomized rats with their great salt needs show their preference for salt solution in far lower concentrations — 0.003 % to a total of 0.3 milligrams per day. Fig. 38B gives the average curves for 4 rats. Again it seems unlikely that this small amount of salt could have any subjectively detectable physiological effect.

Using a different technique Carr (34) found that normal rats have the same low taste preference threshold as those which he and we found for adrenalectomized rats. These experiments will have to be repeated.

It has always seemed likely to us that appetite changes occur at the taste-bud membrane. Under conditions of salt deficiency, when all tissues of the body are in a state of salt deficiency, there is also less salt in the taste-bud side of the membrane. It follows that sodium ions will be transported across the membrane from the ingested solution to the cell fluids at a lower concentration than would be the case if the latter had a higher (normal) salt content. It is conceivable that when salt solution comes into contact with the taste-bud membrane, chemical changes are produced that make the salt much more recognizable (or attractive) than it would otherwise be if ample amounts of salt are present in the blood.

Stellar's observation that rats drink preferred concentrations of salt at once without hesitation, agrees with this formulation (18). Also in agreement is the saying that the distance from too little to too much salt is very short.

SALT APPETITE AS A REGULATOR OF HOMEOSTASIS

Bernard (35) and Cannon (36) have shown that mammals are endowed with a number of physiological mechanisms for the maintenance of the constancy of the internal environment — this includes among other things, keeping the composition of the body fluids within exceedingly narrow limits. Such a

physiological mechanism for the maintenance of a constant blood sodium level is located in the adrenal cortex. Under conditions of salt deprivation the adrenals secrete more aldosterone (or closely related steroid) with the result that the kidneys retain more salt, thus conserving sodium. On the other hand, under conditions of forced ingestion of excessive amounts of salt, the adrenals secrete less DCA and as a result the kidney does not retain as much salt, and the excess is excreted in the urine.

That behavioral mechanisms also help to maintain homeostasis is clearly demonstrated by our own experiments. We have shown that after the elimination of the physiological regulators of salt metabolism by adrenalectomy the total animal directs its efforts toward maintaining a constant sodium blood level by the consumption of large amounts of salt. It is likely that in the intact organism the constancy of the internal environment is maintained by the inter-action of both types of regulators, sometimes depending more on one, and sometimes more on the other.

Thus, when an animal finds itself threatened with a sodium deficiency its adrenals will secrete more aldosterone to conserve more salt; at the same time the total animal may consume larger amounts of salt if available, or may become more active and through random activity find more salt — and then consume large amounts. Further, until it has found more salt it may drink much less water and so help to minimize the salt loss; or it may drink less because of a smaller osmotic load.

On the other hand, when an animal is forced to take excessive amounts of salt, its adrenals will secrete less aldosterone and so allow more salt to be excreted; at the same time the total animal may eat less of the salty food and may also drink larger amounts of water in order to excrete more salt in the increased volume of urine.

The diagram (table IX) shows the relationship between the physiological and behavioral mechanisms in the operation of feed-back circuits that have as their end the maintenance of a constant level of salt in the blood. It is necessarily highly schematic since it is neither practical to show all possible interactions between the two circuits, nor to represent the complicated effects of the mechanisms involved in the maintenance of water balance.

The example chosen starts with an animal on a salt deficient diet: as a result it has a slightly lowered blood sodium level. In the first half of each circuit we assume that the deficiency has not only been corrected but somewhat over-corrected; in the second half, that it has been over-corrected in the opposite direction; we can assume further, that after a few such circuits, the content of the blood will settle near its normal level.

The centers of the brain, involved in the regulation of salt balance are unknown at present. There can be little doubt that they will shortly be localized by one or more of the many workers now interested in this aspect of the problem.

TABLE VIII

ADRENALECTOMY.

	Total No Of Rats	*No Died*	*Mortality*
Control Observation			
Without salt choice.	24	24	100,0 %
With salt choice	24	1	4,1 %
Nerves Resected			
N IX	5	0	0 %
Lingual	6	1	16,7 %
Chorda Tympani	11	4	36,3 %
N IX and Chorda Tympani.	5	1	20,0 %
N IX and Lingual.	6	6	100,0 %
N IX, N X (Pharyngeal branch) and Lingual.	4	4	100,0 %

SALT REGULATION

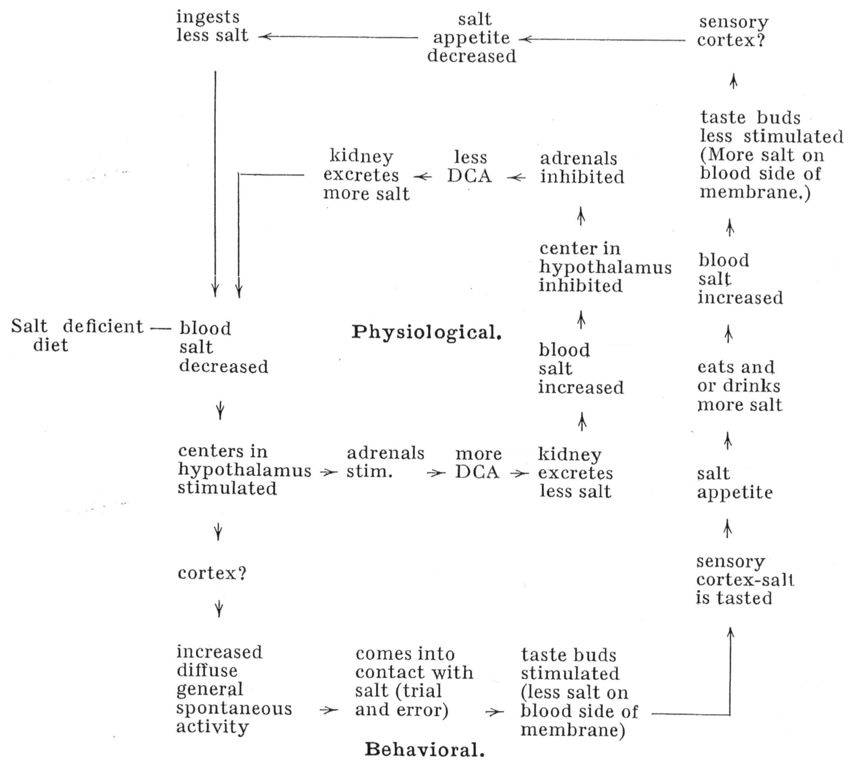


Table IX. — DIAGRAM SHOWING VARIOUS POSSIBLE STEPS IN THE OPERATION OF PHYSIOLOGICAL AND BEHAVIORAL FEED-BACK CIRCUITS FOR THE REGULATION OF A SALT BALANCE OF AD ANIMAL ON A SALT DEFICIENT DIET.

APPETITE AS A TOOL FOR THE STUDY OF ENDOCRINE GLANDS

That appetite may be a useful tool for the study of functions of endocrine glands has been clearly demonstrated by these studies on salt. We have shown that a very close relationship exists between appetite and dietary needs. Had this method been available 100 years ago, at the time Brown-Sequard (37) and Philipeaux (38) first adrenalectomized rabbits and rats, the sodium-regulating function of the adrenals could quickly have been discovered simply by offering the operated animals access to a variety of substances, including solutions of various electrolytes. As it was, this function was not discovered until many years later in 1932 by Loeb and his co-workers (35) after a large number of biochemical studies (20, 39).

EFFECT OF DOMESTICATION ON THE SALT AND WATER APPETITE OF THE NORWAY RAT

The Norway rat enjoys the distinction of being the first animal to have been domesticated for strictly scientific purposes. The effects of this process

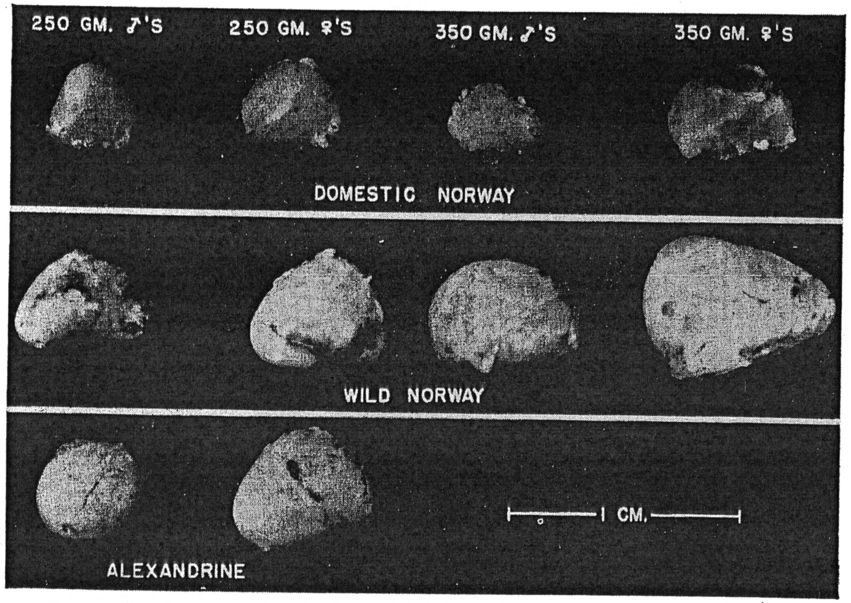


FIG. 39. — Photograph showing adrenal glands of domesticated Norway Rats, wild Norway Rats, and wild Alexandrine Rats, matched according to body weight of the animals.

have been the subject of many studies in my laboratory during the past 15 years (40, 41, 42).

At this time I shall mention only those changes concerned directly or indirectly with salt and water metabolism.

In the first place, all the evidence at hand indicates that during the process of domestication the adrenal glands have become significantly smaller due almost entirely to a reduction in cortical tissue. Fig .39 shows photo-

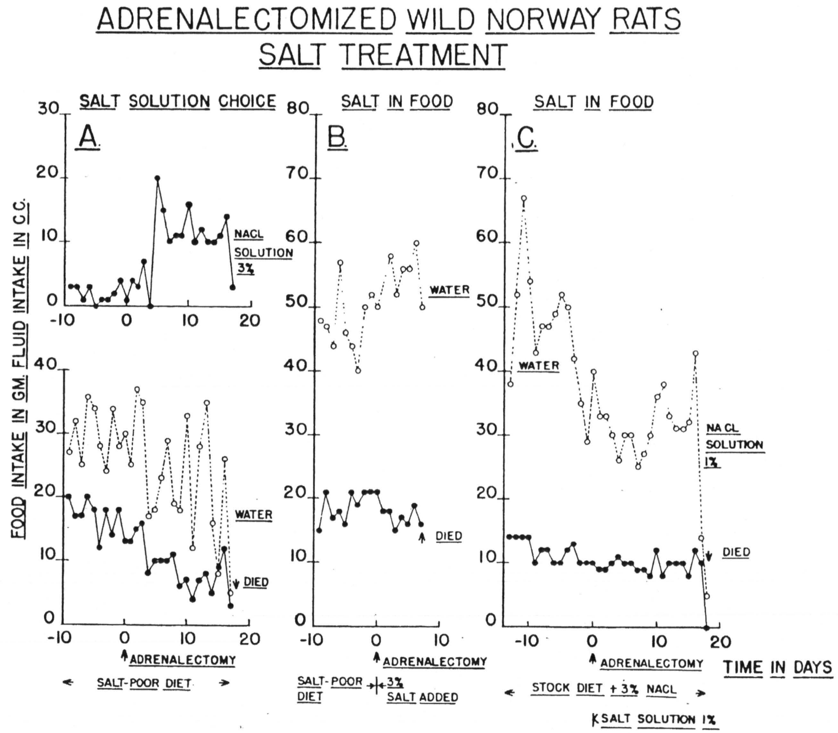


FIG. 40. — Typical daily intake graphs showing the failure of adrenalectomized wild Rats to survive on salt offered as a 3 % solution or when added to the food or drinking water.

graphs of adrenal glands of wild and domesticated rats. Fig. 26 shows cross-sections of adrenals from two rats of the same body weight. Simultaneously, these glands have become less active; consequently, they also play a less important part in the life of the rat; in contrast with this, the gonads have apparently come to play a more important role.

These conclusions are confirmed by histological studies of the adrenals, showing much sparser distribution of lipids in all zones of the cortex, especially in the glomerulosa, secretions from which are believed to regulate salt and water metabolism.

As might be anticipated from the above observations, removal of the adrenals has a much more damaging effect on the wild than on the domesticated rat. Adrenalectomized wild rats, like the domesticated rats, show an increased appetite for salt, but the ingestion of the salt, or even treatment with any amount of salt does not suffice to keep them alive. See Fig. 40. Nor has it been possible to sustain adrenalectomized wild rats with large amounts of hormones (43). Fig. 41 shows the record of a rat that was given large amounts of salt (3 %) in the diet and in addition was implanted with a DCA pellet (16.8 mg). This treatment sufficed to keep the rat alive so long as it remained quiet; however, when it was put under stress by fighting another wild rat for 20 minutes, it succumbed in less than 48 hours. In marked contrast removal of the adrenals in the domesticated rat can be fully compensated for by treatment with only small amounts of salt even in the complete absence of any hormone treatment.

Owing to the greater activity of the cells of the glomerulosa layer of its adrenals, the wild rat apparently is much better able to conserve salt than is the domesticated rat. Evidence for this statement comes from observations of the water intake with relation to the salt content of the diet. See Fig. 8, 9, 10. Wild rats showed an increase in water intake even when dietary salt was increased only to 2 %, whereas domesticated rats often did not show any appreciable increase until the salt was increased to 4 or 6 %. See Fig. 11. This difference is reflected also in the histochemical changes in the adrenals of the two species produced by high salt diets. In the wild rat the dense distribution of lipid in the glomerulosa layer remains unchanged even when the concentrations are increased to 25 or 30 %, whereas in the domesticated rats this layer is depleted of all lipid when the salt concentration is increased to 4 or 6 %. See Fig. 43.

That the wild rats are less well able to tolerate salt solutions is shown by the results of the experiments in which fluid intake of rats on a salt-free diet was restricted to a salt solution. Table 5 gives the survival times of the 8 wild rats used for these experiments. On the 1 per cent solution both rats survived; on the 2 per cent solution only one rat survived, the other died in 9 days. All 3 domesticated rats survived on the 2 per cent solution. On the 3 per cent solution both wild rats died in 9 and 15 days respectively; one domesticated rat survived on this concentration. On the 4 per cent solution both wild rats died.

In Fig. 13 the 4 records at the top — A, C, D and E are for wild rats. A gives the records for the 3 rats that survived on the salt solutions. It shows average daily fluid intake in cc in 10-day periods for 10 days on plain water and for 50 days, on the salt solutions. The 2 rats on the 1 per cent solution drank about as much as they had previously taken of plain water. The 1 rat on the 2 per cent solution did likewise. These 3 wild rats drank abnormally large amounts of water even on the low salt diet. C, D and E give daily intake records for the non-surviving rats. C shows that the other rat on the 2 per cent salt solution drank very large amounts of water — 180 to 270 cc; one rat on the 4 per cent solution drank even greater amounts — 801 and 599 cc. The wild rats were obviously more affected by the high salt solutions than were the domesticated rats.

The records of the wild rats closely resembled those of domesticated rats treated with DCA and with fluid intake limited to a salt solution. See Fig. 28. It can thus be concluded that the adrenals of wild rats must excrete very large amounts of DCA or a similar salt conserving hormone.

We have found that wild rats can tolerate a low sodium diet better than domesticated rats. It is likely that in their natural habitat, on farms, in yards, alleys, cellars, or factories, they receive very little salt, so their survival may in part depend on an ability to conserve salt.

SALT APPETITE OF MAN

Much has been written about salt appetite and cravings of man (44, 45). Wars have been fought over salt, battles have been lost because of lack of salt, men have gone on strike because of lack of salt, men have been paid in salt, cultures have been built around the use of salt. Mahatma Gandhi (46) has given a good account of the part played by salt in modern civilization. At the present time it will not be possible to do more than to comment on man's salt appetite in relation to what has been observed in rats.

In the first place studies on the taste preference thresholds revealed that rats and man have much the same ability to taste salt (47). The taste preference threshold for rats averaged 0.055 %; human subjects first recognize the difference between salt solution and water in concentrations of 0.016 %, and easily recognize a definite salt taste in concentrations of 0.087 %. The experimentally determined thresholds vary through a much wider range in man than in rats. To my knowledge no taste preference studies have so far been made on patients with Addison's disease or other conditions of adrenal deficiency, so we do not know whether, like the rat, they show a lowered taste threshold for solutions of sodium salts.

However, we do know that under conditions of adrenal deficiency some patients have a great craving for salt and salty foods. Wilkins and I reported a remarkable instance of a 3 1/2 year old boy who was brought to the Johns Hopkins Hospital because of precocious sexual development (48). He was admitted for observation and given the regular ward diet, with the usual amount of salt, while metabolic studies were begun. At the end of a week he suddenly died. Autopsy revealed that the cortices of both adrenals had been almost completely destroyed by the growth of tumors. On questioning, the mother stated that the boy had been a feeding problem from early infancy; however, during his recent years this problem had been somewhat simplified by the chance observation of a special liking for salty wafers and later the discovery that the child wanted to eat salt literally by the handful. On the advice of her local physician she allowed him to fully gratify his salt appetite

right up to the time he was brought into the hospital. Restricted in his salt intake by the hospital diet he quickly developed signs of insufficiency and died. Here we have an instance in which a human being with adrenal deficiency had kept himself alive by virtue of his increased salt appetite, just as the adrelanectomized rats do.

Similar instances have been observed by others. It remains a problem, however, why it is that not all patients with Addison's disease have strong cravings for salt. It is possible that in some cases the satisfaction of the craving is thwarted by cultural beliefs about the harmful effects of consuming excessive amounts of salt. Thus, many patients who would not consider adding large amounts of salt to food at the table, will freely eat very salty hams and sauerkraut.

Like the rat, man is able to get along when his diet is restricted to very small amounts of salt. However, under ordinary circumstances with salt freely available, he eats it in large amounts. Actually, the average amount consumed per day has greatly increased since before the development of modern methods of salt manufacture. The present American average daily intake has been estimated to be about 14 grams. This high salt intake may be considered to be a characteristic of modern civilization; with it we would expect adrenals less well able to conserve salt, just as we have seen was true when comparing the adrenals of the domesticated and the wild rat. The ease with which an actual salt deficiency can be produced in us by heat may be understood as another manifestation of a lowered efficiency of modern man's adrenals. The high incidences of diseases such as arthritis and other diseases that respond to treatment with adrenal cortical hormones, may be another instance of adrenal changes produced by civilization (42).

The observation that rats are able to live on very high salt diets, providing they get ample amounts of water, but that they quickly succumb when they take salt without adequate amounts of water, may help to explain some of the difficulties encountered by man in his use of salt, for instance, the high incidence of hypertension. It is possible that in some places, owing to cultural practices, or the unavailability of fresh water, some men may get into trouble in using salt because of an inadequate ingestion of water.

GENETICS OF THE MAMMAL'S ABILITY TO REGULATE SALT NEEDS

The background for any discussion of mammalian capacity to regulate salt needs is the ability to maintain a constant internal environment in the face of external changes, one of the chief characteristics of mammals. This ability is definitely inherited. The physiological mechanisms which contribute to this end are likewise inherited. Evidence at hand indicates that the behavioral mechanisms are probably also inherited.

The ability to regulate salt intake advantageously is definitely an example of a homeostatic behavioral mechanism. Let us examine the genetics of the individual components of the salt regulatory mechanism. First of all, the ability to taste salt, which we believe is a primary component, is definitely inherited in all Mammals. Secondly, there is a universal liking for salt, a

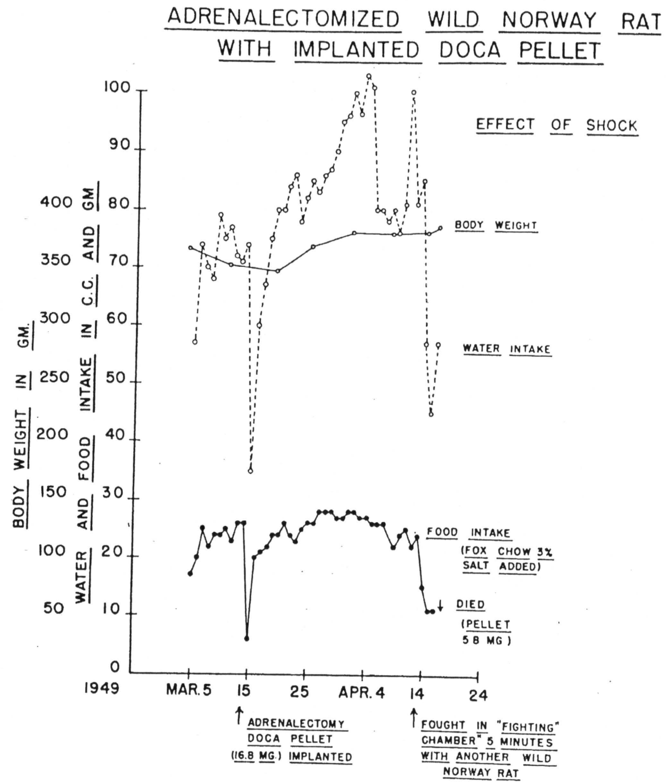


FIG. 41. — Typical record of adrenalectomized wild Rat treated with high salt diet and a DCA pellet showing failure to survive fighting another wild Rat.

primitive attraction to salt. So far we have not found any instance of a definite aversion to salt.

Attention may be called here to the simple fact that all nutritive substances apparently have a characteristic taste — that is providing they are ingested in their natural form and are soluble in the mouth, and not chemically bound.

It is likely that the ability to taste nutritive substances was inherited in the basis of natural selection — that is animals best able to taste the nutritious substances had a better chance of surviving.

In the same way the ability to taste poisonous substances may have evolved. Those organisms best able to taste poisonous substances had a better chance of surviving. This would apply in regard to noxious substances that are widely distributed in nature, where many organisms could have come into contact with them. On the other hand, it would not hold for poisonous substances that are either very rare in nature or those that have

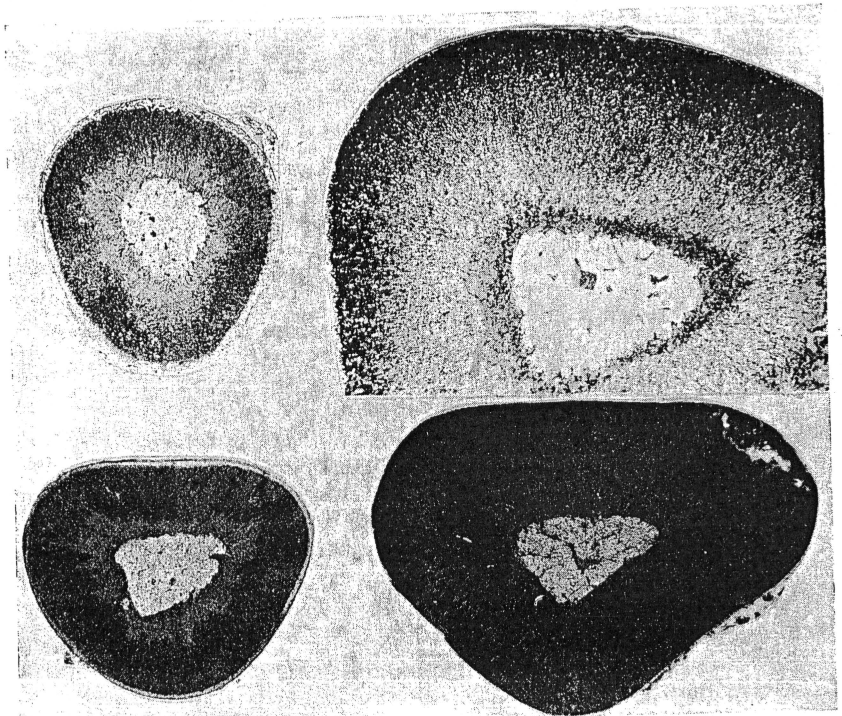


FIG. 42. — Microphotographs of sections of adrenals of domesticated and wild Rats on high salt diets. Sudan IV. *Top*, 4 % salt diet — dom. and wild. *Bottom*, 25 % salt diet — dom. and wild.

only been produced in chemical laboratories and never exposed to animals. Some such substances, even though highly soluble and toxic, seem to have no taste at all, either to animals or Man. For example, thallium sulfate, a substance that is present in nature in the most minute amounts, has no taste at all and is highly toxic. Sodium fluoroacetate is another highly soluble and toxic compound that has no taste at all (49).

There is some evidence that in Man this evolutionary process may be reversing itself, that is we are losing our ability to taste certain substances. In our taste tests we have found first of all a wide range of variation in the ability

to taste a given substance. Some individuals had difficulty in recognizing even such common substances as sugar or alcohol. (50) It is well known that the percentage of « taste-blind » individuals for the thioureas and a variety of other substances is much greater among Europeans than in members of native races (51).

It is interesting to speculate on the source of the animal's awareness that the ingestion of a food substance will be beneficial to it. For example, we have no evidence whatsoever of animals knowing that they need salt, apart from a previous experience of having tasted salt. Apparently under conditions of salt deficiency they become restless, taste various substances, and finally, as it were through trial and error, come into contact with salt and like its taste. They thus learn that when they have a certain taste in their mouths a certain craving is relieved — that salt gives them a very pleasant sensation, with or without relief from discomfort. Thus, herbivorous animals, once having learned to associate the craving for salt with certain taste sensations present during conditions of salt deficiency, will seek salt whenever their taste sensations appear.

ACKNOWLEDGMENTS

These various experiments were carried out with the help of Drs. J. F. Eckert, Bruno Barelare, Jr., E. C. H. Schmidt, Jr., C. D. Hawkes, H. S. Fish, J. R. Dunn, Jr., K. K. Rice and Mrs. K. H. Clisby.

I am especially indebted to Dr. K. K. Rice and Dr. J. O. Neustadt, for many helpful suggestions in the preparation of the manuscript.

The drawings were made by P. D. Malone, now artist at the Lahey Clinic in Boston.

RÉFÉRENCES

(1) RICHTER (C. P.). — A Behavioristic Study of the Activity of the Rat. *Comp. Psychol. Monogr.* **1** : 1-55, 1922.
(2) RICHTER (C. P.). — Animal Behavior and Internal Drives. Quart. *Rev. Biol.* **2** : 307-343, 1927.
(3) RICHTER (C. P.). — Total Self Regulatory Functions in Animals and Human Beings. *Harvey Lectures Series* XXXVIII, pages 63-103, 1942-1943.
(4) RICHTER (C. P., L. E.) HOLT (Jr.), and BARELARE, Jr. B. — Nutritional Requirements for Normal Growth and Reproduction in Rats Studied by the Self-Selection Method. *Amer. J. Physiol.* **122** : 734-744, 1938.
(5) BUNGE (G.). — Ueber die Bedeutung des Kochsalzes und das Verhalten der Kalisalze im menschlischen Organismus. *Ztsch. f. Biol.* 9 : 104-143, 1873.
(6) RICHTER (C. P.) AND ECKERT (J. F.). — Mineral Metabolism of Adrenalectomized Rats Studied by the Appetite Method. *Endrocrinology* **22** : 214-224, 1938.
(7) RICHTER (C. P.) AND MOSIER Jr. (H. D.). — Maximum Sodium Chloride Intake and Thirst in Domesticated and Wild Norway Rats. *Amer. J. Physiol.* **176** : 213-222, 1954.
(8) MITCHELL (H. H.),C ARD (L. E.) AND CARMAN. (G. G.) — The Toxicity of Salt for Chickens. *Univ. Ill. Agric. Exper. Sta. Bull.*, **279**, 133-156, 1926.

(9) Quigley (G. D.) and Waite. R. H. — Salt Tolerance of Baby Chicks. *Md. Agric. Exper. Sta. Bull.*, 340, 343, 1932.
(10) Kare (M. R.) and Biely. J. — The Toxicity of Sodium Chloride and its Relation to Water Intake in Baby Chicks. *Poultry Sc.*, 27, 751-758, 1948.
(11) Gamble (J. L.), Putman M. C. and Mc Khann. C. F. — The Optimal Water Requirement in Renal Function. *Amer. J. Physiol.*, 88, 571-580, 1929.
(12) Adolph (E. F). — The Excretion of Water by the Kidneys. *Amer. J. Physiol.* 65 : 419-449, 1923.
(13) Adolph (E. F). — Do Rats Thrive when Drinking Sea Water? *Amer. J. Physiol.* 140 : 25-32, 1943.
(14) Goodman (L.) and Gilman. A. — *The Pharmacological Basis of Therapeutics.* Macmillan Company, New-York, 1941.
(15) Richter (C. P.). — Salt Taste Thresholds of Normal and Adrenalectomized Rats. *Endocrinology* 24 : 367-371, 1939.
(16) Richter (C. P.) and Campbell. K. H. — Taste Thresholds and Taste Preferences of Rats for Five Common Sugars. *J. Nutrit.* 20 : 31-46, 1940.
(17) Bare (J. K.). — The Specific Hunger for Sodium Chloride in Normal and Adrenalectomized White Rats. *J. Comp. and Physiol. Psychol.* 42 : 242-253, 1949.
(18) Weiner (I. H) and Stellar. E. — Salt Preference of the Rat Determined by a Single Stimulus Method. *J. Comp. and Physiol. Psychol.* 44 : 394-401, 1951.
(19) Rabinovitch (J). — Factors Influencing the Absorption of Water and Chlorides from the Intestine. *Amer. J. Physiol.* 82 : 279-289, 1927.
(20) Loeb. (R. F.). — Chemical Changes in the Blood in Addison's Disease. *Science* 76 : 420-421, 1932.
(21) Richter (C. P.). — Sodium Chloride and Dextrose Appetite of Untreated and Treated Adrenalectomized Rats. *Endocrinology* 29 : 115-125, 1941.
(22) Covian (M. R.). — Appetite Especifico de les Ratas Suprarrenoprivas Para el Cloruro de Sodio. *Rev. Soc. Argent. Biol.* 22 : 383-393, 1946.
(23) Rubin (M. I.) and Krick. E. T. — Effect of Adrenalectomy on Salt Metabolism in Rats. *Proc. Soc. Exper. Biol. and Med.* 31 : 228-229, 1933.
(24) Rice (K. K.) and Richter. (C. P.). — Increased Sodium Chloride and Water Intake of Normal Rats Treated with Desoxycorticosterone Acetate. *Endocrinology* 33 : 106-115, 1943.
(25) Braun-Menendez (E). — Action of Desoxycorticosterone on Water Exchange in the Rat. *Amer. J. Physiol.* 163 : 701. 1950.
(26) Braun-Menendez (E.). — Aumento del apetido especifico para la sal provocado por la desoxicorticosterona; sustancias que potencian o inhiben esta accion. *Rev. Soc. Argent. Biol.* 28 : 23-32, 1952.
(27) Braun-Menendez (E.) and Brandt (P.). — Aumento del apetito especifico para la sal provocado por la desoxicorticosterona; caracteristicas. *Rev. Soc. Argent. Biol.* 28 : 15-23, 1952.
(28) Braun-Menendez (E.). — Modificadores del Apetito Especifico Para la Sal en Ratas Blancas. *Rev. Soc. Argent. Biol.* 23 : 92-103, 1953.
(29) Osborne (T. B.) and Mendel (L. B.). — The Inorganic Elements in Nutrition. *J. Biol. Chem.* 34 : 131-139, 1918.
(30) Richter (C. P.) and Barelare (Jr. B.). — Increased Sodium Chloride Appetite in Pregnant Rats. *Amer. J. Physiol.* 121 : 185-188, 1938.
(31) Richter (C. P.) and Barelare (Jr. B.). — Nutritional Requirements of Pregnant and Lactating Rats Studied by the Self-Selection Method. *Endocrinology* 23 : 15-24, 1938.
(32) Richter (C. P.). — Transmission of Taste Sensation in Animals. *Trans. Neurol. Ass.*, 65th Meeting, 1939.
(33) Pfaffmann (C.). — Taste Preference and Aversion Following Lingual Denervation. *J. Comp. and. Physiol. Psychol.* 45 : 393-400, 1952.

(34) Carr (W. J.). — The Effect of Adrealectomy upon the NaCl Taste Threshold in Rat. *J. Comp. and Physiol. Psychol.* 45 : 377-380, 1952.
(35) Bernard (C.), — *Leçons sur les propriétés physiologiques et les altérations pathologiques des liquides de l'organisme.* Paris, Baillière, 1859.
(36) Cannon (W. B.). — *The Wisdom of the Body.* New-York, Norton and Company, Inc. 1932.
(37) Brown-Sequard (C. E.). — Experimental Research on the Physiology and the Pathology of the Adrenal Capsules. *C. R. Acad. Sci.* 43 : 422-425, 542-546, 1856.
(38) Philipeaux (J. M.). — Note sur l'extirpation des capsules surrenales chez les rats albinos (mus rattus). *C. R. Acad. Sci.* 43 : 904, 1856.
(39) Loeb (R. F.), Atchley W. D. and Stahl J. : Role of Sodium in Adrenal Insufficiency. *J. A. M. A.* 104 : 2149-2154, 1935.
(40) Richter (C. P.). — Domestication of the Norway Rat and Its Implications for the Problem of Stress. Life Stress and Bodily Disease, *Proc. Asso. Res. Nerv. and Ment. Dis.* 29 : 19-47, 1949.
(41) Richter (C. P.). — The Effects of Domestication on the Steroids of Animals and Man. *Symposium on Steriods and Behavior*, Ciba Foundation, London, 1951.
(42) Richter (C. P.). — The Effects of Domestication and Selection on the Behavior of the Norway Rat. *J. Nat. Cancer Institute* 15 : 727-738, 1954.
(43) Covian (M. R.). — Role of Emotional Stress in the Survival of Adrenalectomized Rats Given Replacement Therapy. *J. Clin. Endocrinology* 9 : 678, 1949.
(44) Eskew (G. L.). — *Salt. The Fifth Element.* J. G. Ferguson and Associates, Chicago, 1948.
(45) Koller (R).. — Salz, Rauch und Fleisch. *Kochsalz in der Geschichte und Kultur der Menschheit.* R. Kiesel, Salzburg, 1939.
(46) Gandhi (M. P.). — *Monograph on Common Salt.* Fed. Ind. Chamber of Commerce and Industry. Calcutta, 1930.
(47) Richter (C. P.) and Maclean. A. — Salt Taste Thresholds of Humans. *Amer. J. Physiol.* 126 : 1-6, 1939.
(48) Wilkins (L.) and Richter. C. P. — A Great Craving for Salt by a Child with Cortico-Adrenal Insufficiency. *J. A. M. A.* 114 : 866-868, 1940.
(49) Richter (C. P.). — Taste and Solubility of Toxic Compounds in Poisoning of Rats and Man. *J. Comp. and Physiol. Psychol.* 43 : 358-374, 1950.
(50) Richter (C. P.). — Alcohol as a Food. *Quart. J. Studies on Alcohol* 1 : 650-662, 1941
(51) Richter (C. P.) and Clisby K. H. — Phenylthiocarbamide Taste Thresholds of Rats and Human Beings. *Amer. J. Physiol.*, 134 : 157-164, 1941.

DISCUSSION

P. P. GRASSÉ. — La nécessité du sel pour l'équilibre humoral de l'Homme retentit sur la conduite et sur le mode d'alimentation de celui-ci.

La fringale de sel manifestée par les populations de la forêt africaine dense atteint parfois une intensité difficilement imaginable. J'ai moi-même distribué du sel à des Pygmées de l'Oubangui et j'ai pu me rendre compte du prix que ces Hommes accordent à cette substance qui leur fait si grandement défaut. Les condiments stimulent non seulement l'appétit mais apportent à l'organisme des aliments non énergétiques d'une grande importance physiologique. La science de l'alimentation comporte un élément psychologique négligé par trop de « nutritionnistes » mais parfaitement compris par la gastronomie qui sait plaire et servir à la fois.

D. LEHRMAN. — Pfaffman and Bare have demonstrated that adrenalectomy does not change peripheral taste thresholds for salt, as measured directly by electrical recording of the activity of afferent nerves. Harriman and McLeod showed that intact rats could be trained to discriminate salt concentrations just as well as your adrenalectomized rats do without training. These data suggest that the effect of depletion may not be to change the sensitivity of the taste buds, but to change the rôle of salt as a reward.

In general, would you not agree that the experiments you describe are designed only to elucidate the facts of diet selection and its relationship to nutritional needs, and that the problem of the physiological and psychological mechanisms involved is still, to a considerable extent, an open one?

C. RICHTER. — Actually after my first paper on taste of salt and sugar, I tried to speak only of taste preference thresholds — to avoid any discussion about absolute thresholds until more definite information could be obtained I don' t believe any of the data at hand give a final answer to this question.

The problems of the mechanisms underlying dietary self-selection are still unsettled, I quite agree. I would not agree that our experiments are designed only to elucidate facts of dietary selection and their relation to nutritional needs — certainly we try whenever possible to get an answer to the more fundamental problems of the underlying mechanisms.

J. HALDANE. — Je souligne les remarques de M. Grassé sur l'importance sociale du NaCl. Aux Indes, on a un besoin impérieux de sel. M. Gandhi, qui était un meilleur physiologiste que le Gouverneur Anglais, a su employer ce besoin pour soulever les protestations contre l'impôt sur le sel et ces protestations ont été un motif important dans la chute de l'Empire britannique aux Indes. Quand il s'agit de la physiologie du NaCl, l'Homme a deux avantages capitaux sur le Rat. Il sue, donc il se vide de sel. Quand il est dépourvu de sel, il a des crampes bien avant de mourir. Moss a étudié les mineurs anglais dans des mines bien chaudes. Il trouvait qu'ils aimaient non seulement le jambon, etc... mais la bière salée ! Moi, j'ai trouvé que leurs urines pourraient contenir moins de NaCl que l'eau de source de Londres !

Je partage le scepticisme de M. Lehrman sur le changement des seuils périphériques. Je crois bien que M. Le Magnen l'a démontré dans certains cas, mais il faut une technique très habile. M. Tinbergen a souligné que pour un instinct donné, un animal peut sembler daltonien, tandis que pour un autre, les couleurs sont importantes.

Je crois possible que la consommation de NaCl dans ce siècle soit due d'abord à la consommation moindre de viande salée, due à la frigorification et de la consommation plus grande de l'eau, due aux impôts sur les boissons alcooliques et la stérilisation des eaux de source.

C. RICHTER. — I regret not having learned until the last few days about the interesting and important results of M. Le Magnen. I am looking forward to reading his papers at the first opportunity.

H. PIÉRON. — L'observation que je voulais faire l'a été déjà par le Professeur Lehrman : le seuil absolu de sensibilités gustatives au sel n'est pas modifié par l'adrénalectomie tel qu'on a pu le mesurer d'après la plus faible concentration déclenchant des influx gustatifs (Pfaffmann et Bare, 1950; Carr, 1952). Le seuil de préférence est abaissé, mais, par la méthode électrophysiologique, le seuil absolu, toujours plus bas que celui qui correspond à la détermination par les méthodes de choix, reste constant. Les problèmes de mécanisme exact restent posés et en particulier, je demanderai au Professeur Richter s'il a une conception du mécanisme qui entraîne une absorption d'eau plus importante quand il y a l'ingestion d'une plus grande quantité de sel.

C. RICHTER. — My paper contains all I know about Professeur Pieron's question. I am not able to add more at this time.

K. VON FRISCH. — In unserem Institute wurde unter Leitung von Frau Prof. R. Beutler an Mäusen über Fragen des Appetites gearbeitet.

Fräulein Laubmann fand, dass Mäuse, die mit fettarmer Kost ernährt werden, sehr grossen Appetit auf Fett bekommen. Herr Prof. Richter hat, wenn ich recht verstanden habe, den gesteigerten Appetit auf Salz bei den Ratten mit der Differenz in der Salzkonzentration im Gewebe und ausserhalb der Gewebe in Zusammenhang gebracht. Der gesteigerte Appetit auf Fett in den erwahnten Versuchen lässt sich wohl nicht in entsprechender Weise deuten.

In anderen Versuchen hat Herr Görner gezeigt, dass bei Mäusen, die in niederen Temperaturen gehalten werden, der vermehrte Brennstoffbedarf nicht — wie erwartet wurde — den Appetit auf Fett steigert. Die Tiere fressen nicht mehr Fett, sondern mehr Kohlehydrate.

M. FONTAINE. — Comme l'ont bien montré les travaux du Professeur Richter, la surrénalectomie accroît l'appétit du Rat pour le sel, par ailleurs, l'administration d'acétate de désoxycorticostérone au Rat normal pendant quelques jours produit le même résultat (Braun Menendez et Brandt). Peut-on proposer une explication qui concilie ces deux résultats apparemment opposés?

C. RICHTER. — To my knowledge we do not have an adequate explanation of these apparently opposing results.

M. KLEIN. — Nos connaissances sur le rôle du sel dans la physiologie et la pathologie des Mammifères et de l'Homme ont subi une rénovation féconde depuis les travaux de Robert Loeb en clinique humaine et les investigations expérimentales du Professeur Richter; et en dépit de différences dans l'interprétation du mécanisme intime, les données obtenues depuis vingt ans sur les régulations nerveuses endocriniennes, sur l'Homme, du sodium, font d'ores et déjà partie des données classiques. Ainsi que viennent de le faire remarquer plusieurs collègues, le sel a toujours joué et joue encore un rôle capital dans le

comportement social humain. Faut-il rappeler ici, qu'il existait en France sous l'Ancien Régime, un impôt sur le sel, la gabelle, dont le nom reste, dans la pensée populaire, synonyme de tyrannie. Le sel a aussi souvent préoccupé les biologistes et je ne citerai ici que le nom bien connu de Schleiden qui a écrit une monographie sur le sel. Mais il restait réservé à la psychophysiologie et à la physiopathologie expérimentales des dernières années d'entreprendre des travaux cherchant à expliquer les besoins invincibles de sel chez les Mammifères. Le magistral exposé que vient de faire le Professeur Richter, montrant la variété et l'ingéniosité des techniques d'exploration mises en œuvre, élucide les aspects divers des régulations qui contrôlent un comportement complexe en face d'une des substances les plus banales : le sel de cuisine.

XVIII

PLAYS AND VACUUM ACTIVITIES

par

le Professeur Dr K. Lorenz

(Institut Max Planck, Buldern.)

When Monsieur le Professeur Grassé invited me to talk about the relations between play and vacuum activity I said in my answering letter that I did not know enough abous the subject to justify a lecture. In turn he answered that I should say as much as I know. So, this presentation will be very short and will not propose to do more than give a few hints which might lead to a fruitful discussion. Do not ask me to give a definition of play. There is a good excuse for naively using a word of common parlance even if one cannot give an exact definition of the concept corresponding to it : very usually there is a real natural unit corresponding to a concept for which the natural growth of common language has developed a word. So let us use the word « play» just as every man in the street would use it naively when talking of the play of kittens or even little children. Whenever we observed higher mammals at play, puppies « playing at » fighting each other, kittens « stalking a ball of wool » or kids gamboling on the grass there is no doubt about the playful motive of these activities although the motor patterns observed are actually very similar to certain instinctive movements which may be used in deadly contest. Still, they differ in sufficiently many characters to be clearly distinct from what we call vacuum activities. These differences, however, become smaller and smaller as you go down to lower Mammals and inframammalian Vertebrates. A little Rabbit, being released from close confinement, is apt to gambol, much like a Colt, and like it also shows motor patterns really pertaining to escape reactions. But, unlike the Colt, the little rabbit tends to get into real panic, and, after a while zigzagging, takes cover and crouches, quite as if it were seriously afraid.

And this is exactly what does not happen in higher Mammals. The usual opposition between play and being serious has a very real background, although the coordination of movements which we can observe in play is obviously identical with those of true instinctive motor patterns which, in their serious

application, perform a function of very definite survival value. The Colt's play shows a number of movements the serious function of which is to throw off a Lion or Tiger that has jumped on a horses back : the sudden jump with all four legs combined with an arching of the back and all other manœuvres of bucking familiar through the Wild West Show. The « Capriole », intentionally developed by the Spanish Riding School, corresponds to an instinctive movement of analogous function. In spite of showing movements belonging to very desperate measures of escape the little Colt evidently is not afraid, which it very clearly proves by the fact that it can very suddenly cease from performing these movements in order to begin to graze or to relapse into quiescence. This behaviour is very different from what you might observe in a Horse that gets panicky in a real vacuum or explosion activity, in which case even after the quietening down the animal will be for a considerable time extremely sensibilized to all stimulations which elicite escape and also will show very noticeable phaenomena on the side of the vegetative nervous system. Objectively speaking, the single movements of escape are dissociated from what ethologists call the general mood, that is to say the readiness to perform any kind of escape activities.

This mood can be roughly qualified by ascertaining the threshold of stimulation necessary to release instinctive movements. In the case of vacuum activities this threshold is lowered to the extreme so that negligible stimuli, unnoticeable to the human observer, are enough to bring about a highly intensive response. The question whether there is a considerable threshold-lowering or not is, as far as I can see, the only objective means of distinguishing between « play » and vacuum activities. If you play with a Dog or Cat which performs all kind of fighting movements in play and start to handle it rather roughly you will find that the animals threshold of getting angry is certainly not only not lowered, but, if anything, heightened by its playful fighting activity. With less highly developed Carnivora this is not the case. Badgers, for instance, are apt to get seriously angry while playing if you handle them too roughly and a playful fighting merges imperceptibly into a real one.

If we apply the term « play » to all instinctive movements which are performed independently of the proper releasing object and also without any threshold-lowering, we must attribute the ability to play not only to Mammals, but also to Birds. Anatidæ perform, during their daily bath, all the motor patterns serving to escape from a flying enemy, like, for instance, a Sea-eagle. Yet, the birds are definitely not in a panic and the escape play ceases as suddenly as it does in the higher Mammals. It would seem, after what has been said, that the instinctive movements performed in play are not activated along the usual paths and not by the source of their common autochthonous motivation. To explain what I mean I should like, at this point, to mention a result of W. R. Hess : in the experiment in which he stimulated certain localities in the hypothalamus of the Cat, he found, amongst other similar « centres », the locality whose stimulation elicited fighting activity in the Cat. By stimulating this point he got the Cat into a real rage, or, objectively speaking, into a high readiness to fight. With weak stimulation, the Cat showed a threshold-lowering of fighting, showed true appetitive behaviour in « looking for trouble » that is to say searching for a substitute object. This it usually found in the person of the assistant of Professor Hess. With stronger stimulation the threshold would show further lowering, resulting at last in an explosive fighting activity performed with any object, and, in this regard, very similar to an explosion or vacuum activity. If the point of stimulation was shifted a few millimeters in the caudal direction its result was not a generalized readiness to fight. The fighting threshold remained unaltered, it was still possible to elicite other responses like eating, purring etc. Only with higher intensity of stimulation there appeared, quite suddenly, dissociated motor patterns of fighting like spitting or a blow of the paw with extruded claws.

It is very tempting to interpret this result in the terms of Tinbergen's theory of the hierarchical organisation of instinct. The first, more cranial locality stimulated a centre on a more highly integrated level of this hierarchy, the second one the lower centre of a single motor pattern. It seems to be characteristic of « play » that instinctive movements are thus performed independently of the higher patterns into which they are integrated when functioning « in serious ». A very good example of this is the play of a little kitten. It will suddenly crouch, lift the hind legs alternately and make a very interesting aiming movement with its head, all of which is photographically identical with what the adult Cat does in stalking a Mouse. The kitten, however, thus, « stalks » one of its siblings, rushes at it, clasps it with both front paws and performs rhythmical thrusts at the other with the hind legs. This, again, is a movement performed in a serious fight between adult Cats. Alternately the kitten, jumping at the other, may suddenly stop, stand broadside to its opponent, hunch its back and ruffle the hair of its tail, in other words, assume an attitude characteristic of the serious defense against a dangerous predator. It is only in play that these movements can follow each other in such quick succession. The autochtonous readinesses for hunting, rival fighting and defense against predators are mutually exclusive or at least inhibitive.

The source of excitation feeding play activities must be different from the autochtonous one. In this point play may be more akin to displacement activities than to vacuum activities. The unspecific source feeding, in play, single motor patterns belonging to quite different instincts is apparently flowing very richly in some cases. For instance, the real stalking and rushing at prey seems to be very exhausting in many Carnivora, yet in play it can be repeated almost indefinitely.

Thus, activities which, when performing their serious function, bear the character of consummatory acts, do not so when performed in play. This, though expressed in physiological terms, obviously describes the same set of facts which Professor Bally means when he says that play is an activity in a field devoid of tension, (« im entspannten Feld ») and, at the same time, belonging to the appetitive sector of instinctive behaviour.

Very many years ago KARL GROOS has drawn attention to the fact that play itself may develop a very definite survival value to the species, because the young animal practises in play its instinctive movements and learns important things about their application. There is, obviously, much truth in this statement which, incidentally, makes intelligible why play is more important in young animals than in old ones. However, we do not believe that instinctive motor patterns need practising or are susceptible to improvement through practice. This is also borne out by the fact that play is most prominent in species which combine a minimum of equipement of instinctive movements with a maximum of exploratory learning. Let me illustrate the exploratory side of play by describing the behaviour of a young Raven. The Raven is, on its level, the very prototype of what we call a « curiosity creature ». The instinctive motor patterns which it commands are comparatively few and very highly specialised. But this very lack of specialisation ensures a very broad applicability of these instinctive movements while, of course, highly specialised ones, just like highly specialised tools, can only be applied in one particular situation. To the wide applicability of these movements corresponds a wideness of innate releasing mechanisms. Indeed, these responses show such an extreme lack of selectivity that one is tempted to say they have no innate releasing mechanism at all, that they will go off in practically any stimulus situation until the animal has learned, through conditioning, where to perform them. A young Raven, confronted whith a new object, (which may be a camera, an old bottle, a stuffed polecat or anything else) first reacts with escape responses. He will fly up to an elevated perch and, from this point of vantage, stare at the object literally for hours. After this he will begin to approach the object very gradually, maintaining all the while a maximum of caution and the expressive attitude of intense fear. He will cover the last distance from the object hopping sideways, with half-raised wings, in the utmost readiness to flee. At last, he will deliver a single fearful blow with his powerful beak at the object and forthwith fly back to his safe perch. If nothing happens he will repeat the same procedure in much quicker sequence and with more confidence. If the object is an animal that flees the Raven loses all fear in the fraction of a second and will start in pursuit instantly. If it is an animal that charges he will either try to get behind it and tease it by trying to repeat the attack or, if the charge is sufficiently impressive, looses interest in a very short time. With an unanimate object the Raven will proceed to apply a number of further instinctive movements. He will grab it with one foot, peck at it, try to tear off pieces, insert his bill in any existing cleft and then pry apart his mandibles with considerable force. Finally, if the object is not too big, the Raven will carry it away, push it into a convenient hole and cover it with some inconspicuous material. I would like to draw attention to the fact that this young bird performed nothing but a series of innate instinctive movements which, in the adult bird, serve definite purposes. They certainly look as if they all belonged to one chain of appetitive behaviour aiming at eating. It is easy, however, to show that this is not the case: curiously enough, all this exploratory play of the young Raven is strictly dependent on the fact that the young bird is not hungry. The moment he gets really hungry he would relinquish his play instantly and start pursuing me with violent food-begging. This is a beautiful example for BALLY's conception of play as appetitive activity in a tension-less field.

Anthropomorphically speaking, the Raven does not want to eat this object, what he does want is just to know whether it is eatable in theory. This curious analogy to basic research in humans is certainly not without a very high survival value to this type of animal. By treating each new situation as if it were biologically relevant — first as a potential enemy, then as a prey — the Raven will discover sooner or later the relevant objects in very different habitats. This is exactly why the Raven can live just as well as a parasite of sea-bird colonies in the north like a Skua, as a carion-eater in the desert like a Vulture or as a hunter of small animals in Middle Europe. Into each habitat he fits as if he were specifically adapted to it while, in reality, the adaptation is only individually acquired. Practically all larger animals that have become cosmopolites belong to « specialists for non-specialisation ». Besides, the Corvidæ, the Norwegian Rat and Man are the most striking examples of this biological type. As regards the bodily structure it is typical of all of them that they are « primitive » in the sense that they lack highly differenciated specialisation. In their behaviour the extreme « curiosity », e. g. tendency to exploratory learning and a comparatively simple equipment with instinctive movements are characteristic of them all.

Of course, exploratory play is not only dependent on non-specialisation, but also on the absolute level of neural organisation. A Chimpanzee is much more specialised than a Rat, still its exploratory learning plays as much of a role as it does in the Rat. A baby chimp at play is a subject worth of deep meditation. Of course, the neoteny of Man is sufficient to explain why baby Anthropoids are so much more human than adult ones. Yet, watching a baby chimp at play I never can help feeling that there may be still another explanation: it is not impossible that the latest common ancestor of Chimpanzee and Man was much more human than the present Chimpanzee is, which, being a specialist, has got into a blind alley of mental development. It is quite possible that we see in the young chimp's play a vestigial form of exploratory behaviour which was much more developed and important in its ancestor Of course this is pure speculation and I beg you to regard it as such.

BIBLIOGRAPHIE

1945. BALLY (G.) — *Vom Ursprung und von den Grenzen der Freiheit, eine Deutung des Spieles von Tier und Mensch.* Basel, 1945.

1930. GROOS (K). — *Die Spiele der Tiere*, 3. Aufl Jena, 1930.

1943. HESS (W. R.). — Das Zwischenhirn als Koordinationsorgan. *Helv. Physiol. Acta*, 1, 549-565.

1943. HESS, (W. R.) u. M. BRUGGER. — Das subkortikale Zentrum der affektiven Abwehr-, reaktion. *Ibid.*, 1,33-52.
1950. TINBERGEN (N). — The hierarchical organisation of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour. *Symposia of the Society for Exp. Biology* N 4, Cambridge University Press, 305-312.

DISCUSSION

M. KLEIN. — Dans mon rapport, j'ai mis en place, mais en la laissant entièrement ouverte, la question si complexe des relations entre les jeux sexuels et le comportement sexuel allant jusqu'au rut. Ce problème se pose même chez les espèces de laboratoire dont les activités de « jeux » sont plus riches qu'on ne le croirait au premier abord. Ceci est le cas chez le Lapin, chez le Rat et surtout chez le Hamster doré (*Mesocricetus auratus*) sur le comportement duquel ont été publiées des données dès 1935 par Bruce et Hindle, par Ruth Deanesly et par moi-même.

Le Professeur Lorenz voudrait-il nous préciser la notion de vacuum activity. S'agit-il d'une activité sans but, ou d'une activité lancée avec suffisamment d'énergie pour pouvoir ensuite se dérouler tout comme la roue libre d'une bicyclette?

K. LORENZ. — Herr Professor Klein hat sicher recht damit, dass ich schon früher hätte definieren sollen, was eigentlich die Ethologie unter Leerlauf-Aktivitäten versteht. Wir verwenden diesen Terminus nur dort, wo eine fortlaufende Schwellenerniedrigung nach längerer « Stauung » der betreffenden Bewegungsweise schliesslich zu einem mehr oder weniger reizunabhängigen Hervorbrechen der gestauten Instinkbewegung führt. Wir sind uns klar darüber, dass dabei natürlich immer noch Aussenreize einwirken. Wallace Craig fand, dass ein Lachtauber bei zunehmender Stauung der Balzaktivitäten immer einfachere Ersatzobjekte anbalzte, und schliesslich, als ihm solche völlig entzogen wurden, in einer leeren Holzkiste das Zusammenlaufen der Kanten in einer Raumecke als optischen Anhaltspunkt benutzte, gegen den er seine Balzverbeugungen richtete. Der mehrfach vorgeschlagene englische Terminus « Explosion activities » ist meines Erachtens besser als « Vaccuum activities ». Letzterer Ausdruck ist historisch in folgender Weise entstanden. E. C. Tolman sagte über die Funktion jener steuernden und auslösenden Reize, die er als « behaviour supports » bezeichnet, dass sie für alles tierische Verhalten unentbehrlich seien, und kommt zu dem Schluss : « Behaviour cannot go off in vacuo ». Und da dies gerade das ist, was bei extremer Stauung gewisser Instinktbewegungen eben doch passiert, nannten wir dieses Phänomen Vacuum Activities. Der Terminus « Leerlauf » ist ursprünglich dem Automobil-bzw. Motorrad-Jargon entlehnt.

Spielbewegungen sind tatsächlich oft noch konservativer als die Instinktbewegungen, von denen sie sich herleiten. Ahlquist fand bei den Lariden Sterna und Stercorarius (Seeschwalben und Raubmöven) bei Jungvögeln eine bestimmte Bewegungsweise des Fischens wieder, die den erwachsenen Vögeln dieser *hochspezialisierten* Genera völlig fehlt, bei den weniger spezialisierten Möven, wie beim Genus Larus und bei den Lachmöven, *Hydrocoloeus*, aber eine durchaus funktionelle Instinkbewegung des Nahrungserwerbes ist.

Eibl-Eibesfeldt fand bei jungen Mäusen eines gewissen Entwicklungsstadiums eine merkwürdige Bewegung mit dem Hinterfuss, der einen raschen Tritt nach vorne seitlich am Kopf vorüber ausführte. Er konnte diese Bewegung, die beim Jungtier ohne Beziehung zu irgendwelchen Objekten oder Umweltsituationen besteht, mit keiner Bewegungsweise der erwachsenen Maus korrelieren. Er kam zu dem, mir selbst zunächst sehr zweifelhaft scheinenden Schluss, es müsse sich um eine « rudimentäre » Instinktbewegung handeln, die, analog zu der erwähnten Fischbewegung von Sterna und Stercorarius, nur mehr im Spiel des Jungtieres auftritt. Seine kühne Voraussage, dass sich eine formal entsprechende und phylogenetisch analoge Kampfbewegung bei anderen Nagern finden müsse, bewahrheitete sich völlig, schon bei dem nächsten von ihm untersuchten Objekt, der wilden Wanderratte. Ob weisse Laboratoriumsratten, die weniger kämpfen, diese Bewegungsweise noch zeigen, weiss ich nicht (Prof. Klein nickt heftig).

P. P. GRASSÉ. — Je tiens à rappeler que, dès 1944 et a diverses reprises, j'ai signalé les activités apparemment sans objet, sans utilité que manifestent les ouvriers de Termites en maintes circonstances. Une termitière est une construction qui, à l'égal d'un organisme vivant, passe par divers stades avant d'atteindre son complet développement; mais elle est aussi le siège d'incessants remaniements : des cloisons sont abattues, des cellules sont démolies; les unes et les autres sont reconstruites à peu près dans leur état primitif. Aucune nécessité sociale ne paraît imposer de telles « absurdités ». J'ai qualifié de vide ces activités, tout exprimant des réserves sur leurs éventuels rapports avec les activités désignées par le même adjectif chez les Oiseaux et les Mammifères. J'ai également posé le problème de la liaison possible des activités « vides » des ouvriers de Termites avec le rythme d'activité, d'origine interne, de ceux-ci.

K. LORENZ. — Ich weiss nicht ganz, ob man die von Prof. Grassé beschriebenen « unnötigen » Baubewegungen von Termiten ohne weiteres dem Spiel gleichsetzen darf. Ich glaube gewiss, dass sie funktionslos sind. Mein Lehrer Heinroth legte sehr grossen Wert auf die Tatsache, dass es in der Morphologie und im Verhalten der Tiere nicht nur das gibt, was einen positiven Arterhaltungswert besitzt, sondern auch alles, was keine so starke negative Selektion bewirkt, dass das Leben der Art in Frage gestellt ist. Ich glaube aber doch, dass nicht jede derartige, funktionell überflüssige Verhaltensweise unter den Begriff des Spieles fällt, so vage und ungenau wir diesen auch nur zu fassen vermögen.

H. HEDIGER. — Das Spiel erweist sich in der Tat als eine höhere Leistung. Das geht u. a. auch aus seiner Verbreitung im zoologischen System hervor;

es ist nämlich im wesentlichen auf die beiden höchsten Wirbeltierklassen — Säugetiere und Vögel — beschränkt. Unter den Reptilien ist mir Spielen bisher nur vom Waran (Varanus) bekannt geworden, der bekanntlich zu den höchstorganisierten Vertretern dieser Klasse gehört. Von Fischen kenne ich nur einen einzigen Fall von echtem Spielen, sogar Spielen mit Gegenständen, nämlich den Tapirfisch (Mormyrus), der ja auch anatomisch durch seine ungewöhnliche Gehienentwicklung auffällt. Im Aquarium kann man Tapirfische oft mit Holzstückchen, runden Steinen usw. spielen sehen und ihnen auch kleine Bälle u. ä. als Spielzeuge geben, mit denen sie sich stundenlange sehr lebhaft beschäftigen können. Das Spielen mit Gegenständen glaubte man bisher unter den Säugetieren nur bei Affen, Elefanten, Raubtieren und gewissen Nagern finden zu können; es kommt aber auch bei Huftieren vor, z. B. beim afrikanischen und indischen Nashorn, bei Rinderartigen usw., wie E. Inhelder kürzlich gezeigt hat (Erscheint demnächst in der Zs. f. Tierpsychol.). Wie G. Bally (1945) ausgeführt hat, spielt vorwiegend das jugendliche Tier in dem durch seine Eltern « entspannten Feld », d. h. das Tier, dessen Ernährung und Feindschutz durch die Eltern gesichert ist. Im Zoo, wo diese Sicherheit durch Gitter und Pflege in ähnlicher Weise gegeben sind, können wir immer wieder feststellen, dass auch alte Tiere sehr gerne spielen. In der Sicherheit des Gefangenlebens können sie sich das sozusagen leisten. Im Zürcher Zoo sind wir gegenwärtig damit beschäftigt, den Tieren mehr Spielmöglichkeiten zu bieten und sie dadurch zu vermehrter Aktivität zu bringen.

Der fakultative Charakter des Spiels für das in der gefahrvollen Freiheit lebende Tier geht auch daraus hervor, dass es meinesweissens kein einziges Spielorgan gibt, während man sonst für jede andere mögliche Tätigkeit entsprechende körperliche Ausbildungen findet. Im Gegensatz zu anderen Tätigkeiten wie Fressen, Defäzieren, Kämpfen usw. konnte der Zürcher Physiologe W. R. Hess im Gehirn der Katze kein Spielzentrum finden, das sich durch die eingeführten Elektroden wie die anderen reizen liesse.

Es gibt Spiel-Typen, welche durchgehend bei Tier und Mensch workommen, z. B. das Festungsspiel (« King o'the castle ») : ein Partner stellt sich auf eine Bodenerhöhung und der andere muss ihn herunterstossen und selbst vom Hügel Besitz ergreifen. Und wie bei Kindern, so kann auch bei Tieren das Spiel allmählich in Ernst (Kampf) übergehen, wie auch Flucht und Spiel intim miteinander verbunden sein könenn. In der hüpfenden Fluchtreaktion der Impala — und Topi — Antilopen sind offensichtlich spielerische Elemente eingelest, die durchaus den Eindruck von motorischen Extravaganzen, von Luxusbewegungen im Sinne von H. Krieg machen .

K. LORENZ. — Es ist sehr interessant, dass Herr Hediger ein echtes Spiel gerade bei *Varanus*, als dem einzigen Reptil und bei *Mormyrus*, als dem einzigen Fisch gefunden hat. Auf die besonders hohen geistigen Leistungen haben schon Heinroth und Gustav Lederer hingewiesen und die Zoologen unter Ihnen wissen, wie sich gerade die Mormyriden durch ihre merkwürdig hohe Hirnentwicklung von andern Knochenfischen unterscheiden.

Dagegen möchte ich der Ansicht widersprechen, dass das Spiel ein für die Arterhaltung indifferenter « Ludus naturæ » sei. Wir alle leben davon. Wenn ein Rabe imstande ist, sich in der nordafrikanischen Wüste als Aasfresser genau wie ein Geier zu ernähren, in dem so völlig andersartigen Biotop einer Meeresvogelkolonie aber genau wie eine Raubmöve, und in beiden Fällen genau so, als sei er Spezialist für gerade diesen Lebensraum, so verdankt er diese Fähigkeit ausschliesslich jenem exploratorischen Lernen, das schlechterdings jeden unbekannten Gegenstand als potentiell biologisch bedeutungsvoll behandelt, und auf diese Weise unter denkbar verschiedensten Bedingungen Lebensmöglichkeiten herausfindet.

Nur unspezialisierte Neugierwesen sind zu Kosmopoliten geworden, wie schon unter den Vögeln die corviden und unter den Saugetieren die Wanderratte und der Mensch. Sie alle leben von ihren sachlichen Forschungen.

O. KOEHLER. — Wenn Bally das Spiel als affektfreie Struktur des Appentenzverhaltens definiert, so scheint das vereinfacht: Dem Affektlosen sagt man : Du spielst ja gar nicht richtig, dem zu « ernst » Spielenden : Du bist ein Spielverderber. Bei Kindern nennt der Volksmund von dem Augenblick des ersten Greifensau *alles*, was das Kind tut, spielen. Es ist praktisch ein unausgesetztes Forschen nach Versuch und Irrtum, wobei sie sehr langsam, nur gelegentlich, dann aber plötzlich Wichtiges lernen. Anfangs feglt jede Spur von mechanischem Verständnis, genau wie bei W. Köhlers Affen. Aber es geht immer weiter. Später, wenn sie sozial werden, lernen sie auch erst langsam, je nach Temperament verschieden schnell jenes Gleichgewicht zwischen nicht zu wenig und nicht zu viel Ernst finden, und bilden zugleich dabei ihre Rangordnung aus.

Ein besonderes Kapitel wäre die Spielphantasie, das *Symbolisieren*, das zweifellos auch weit in die Fierwelt hinabreicht.

K. LORENZ st. — Ichimme allem bei, was Professor Koehler gesagt hat : Ich habe absichtlich den Menschen nicht in meine Betrachtungen einbezogen, aber alles was Herr Prof. Koehler über das explorative Erwerben von kleinsten Einzelkenntnissen beim Säugling sagte, gilt zweifellos für alle jene « Spezialisten für Nicht-spezialisiert-Sein », von denen ich gesprochen habe. Insbesondere aber für deren typischsten Vertreter, die Wanderratte. Ich möchte Herrn Dr. Lehrmann gegenüber betonen, dassi ch völlig bereit bin zu glauben, dass die primitiven Kenntnisse über Mechanik, die allem komplexeren Verhalten zugrunde liegen, tätsächlich durch Versuch und Irrtum erworben werden. Ich glaube zwar im speziellen Fall nicht, dass die Ratten das « Eintragen von Gegenständen im Allgemeinen » erlernt haben müssen, um ihre Jungen eintragen zu können, — und zwar deshalb nicht, weil auch viele Nager existieren, die nur ihre Jungen eintragen und keine Nahrungsvorräte anlegen, und weil es verschiedene alternative Erklärungen für das Versagen jener Versuchstiere gibt. Ich glaube aber durchaus, dass im Prinzip ähnlich funktio-

nierende Lernvorgänge eine ganz gewaltige Rolle im Verhalten derartiger Tiere spielen, welches im Uebrigen einen hohen Grad von Art-Voraussagbarkeit (species predictability) besitzen kann.

J. B. S. HALDANE. — Croyez-vous que l'on peut qualifier le jeu comme un des points de croissance du comportement, soit dans l'ontogenèse, soit dans la transformation évolutionnaire? Est-ce que les vols explorateurs des Abeilles sont des jeux? Ils n'ont pas de but immédiat, mais donnent des connaissances du terrain nécessaire pour des retours futurs. Je note que le mot latin « ludus » peut signifier ou bien un jeu, ou bien un exercice d'école, comme la traduction du Grec. Le titre de M. Lorenz est presque tiré du premier livre des Odes d'Horace dont je cite les mots:

« On nous demande. Si jamais, vide, sous l'ombre, j'ai joué avec toi (la lyre)..... »

La pensée de M. Lorenz a donc une respectabilité bimillennaire.

Comme organe assez bien adapté au jeu, je cite le bout de la queue d'une chatte qui sert de jouet à ses petits. Je crois que le jeu tombe sous la généralisation que j'ai déjà émise, de l'excrétion d'entropie négative, mais je n'y insiste pas.

K. LORENZ. — Ich finde es ein sehr schönes, ja poetisches Gleichnis, das exploratrorische Lernen junger Tiere von dem eben besprochenen « Neugiertypus » als die « Pointe de croissance », also als die Vegetationsspitze des wachsenden Verhaltens zu bezeichnen.

Die Explorationsflüge junger Bienen können vielleicht als einfachster Grenzfall eines solchen « Spieles » aufgefasst werden.

Dass das Spiel, wie schon gesagt wurde, tatsächlich eine eigene, unabhängige Quelle der Motivation besitzt, geht überigens auch auseiner Tatsache hervor, die ich in meinem Vortrag zu erwähnen vergessen habe: sehr viele Bewegungsweisen, die im Ernstfall schon nach ein — oder zwei — maliger Ausführung völlig erschöpft sind, können sich im Spiel geradezu unbegrentz oft wiederholen.

M. MORRIS. — Professor Lorenz has pointed out that in « play bouts » an animal may perform, in quick succession, the motor patterns of several types of behaviour. Brownlee, in a recent paper, has described similar behaviour in domestic cattle. Brownlee has used these observations in postulating a play drive or instinct. In the past, play has often been thought of simply as an « immature » expression of a behaviour pattern. Lorenz has pointed out that there is no relation between the intensity of play responses and the intensity of the particular motivation involved, as there is, of course, in the « serious » non-play response. From this it might be concluded that the immaturity of play is principally due to the undeveloped state of the integration of motor pattern with motivation. But Brownlee saw that there was more to play than that and postulated a play instinct. I cannot quite agree with him

however, and I think it is more probable that play is not a mechanism, but a *switching off* of a mechanism for the following reason: it is an ethological cliché that there is « mutual inhibition of drives at high intensities ». Also we know that at lower intensities there may be ambivalent behaviour. Gaiton has recently developped such ideas in his *interaction theory* (which will shortly be published) and, although I do not know if he will agree with me, I see in his ideas an explanation of play. I suggest that when an animal has all its « needs » satisfied — as occurs in a young animal whose parents are taking care of its problems of feeding, protection etc... also often in domestic or captive adult animals whose owners are doing likewise — the mechanisms of mutual inhibitions and sequential ordering mechanisms are not switched on and as a result there is no control over the types and sequences of motor patterns in the usual sense, and the physical vigour of the animal finds an outlet in apparently functionless activities. The excess of this vigour in the above cases may result in the performance of activities at high intensities without the interference of the usual controls which operate at such intensities.

K. LORENZ. — I think that this theory of play is rather tempting but there are certain arguments against it. One is the extremely high intensity of the instinctive movements that you see in play. In the Cat you see movements which, in actual fighting, would appear at the very pitch of fighting excitation. Yet, the next moment the animal shows that such a specific excitation is entirely lacking. Else, it could not proceed at once to perform hunting activities or to assume a defensive attitude. If the Cat really were in the state of fighting excitement corresponding to its movements it would take at least an hour or so to calm down sufficiently to find any interest in hunting. Moreover, there are certain points in highly differentiated play which are not explained by this theory. For instance, the very interesting fact that in the higher Carnivores the social inhibitions preventing the animals from real biting are not at all diminished even in the most intensive fighting play. The same holds true for the use of claws in the Felines.

Die Tatsache, dass die gegenseitige Inhibition zweier Instinkte bei niedrigen Intensitäten noch nicht bemerkbar ist, sodass Bewegungsweisen, die verschiedenen Funktionskreisen angehören, alternierend oder in wirrem Durcheinander auftreten können, darf bei der Betrachtung derselben Erscheinung im Spiel höherer Tiere sicher nicht vergessen werden. Ich glaube indessen nicht, dass sie allein hinreicht zur Erklärung, und zwar deshalb nicht, weil wir im Spiel sehr häufig Bewegungsweisen sehen, die eine sehr *hohe* Schwelle aktivitäts-spezifischer Erregung haben und, im Ernstfall, erst bei Erregungsintensitäten ausgelöst werden, bei denen die gegenseitige Inhibition der Instinkte bereits voll in Kraft ist.

Ausserdem hat das Spiel ja noch verschiedene andere besondere Differenzierungen, ich erinnere vor allem an das Erhaltenbleiben aller sozialer Hemmungen, die selbst bei ansonst intensiven Kampfspielen junger Raubtiere, z. B. Hunden, ein wirkliches Zubeissen verhindern.

K. VON FRISCH. — Insekten habe ich niemals spielen gesehen. Ich glaube, dass auch das « Vorspielen » der jungen Bienen vor dem Stock kein Spiel, sondern Orientierungsarbeit bedeutet. Das Fehlen des Spieltriebes bei Insekten und sein Vorhandensein bei höheren Wirbeltieren scheint mir ein bezeichnender Unterschied zwischen diesen Tiergruppen zu sein, der in Zusammenhang steht mit dem Ueberwiegen ererbter Verhaltensformen bei Insekten gegenüber der grösseren Bedeutung individuellen Lernens bei höheren Wirbeltieren.

K. LORENZ. — Die ersten Ausflüge der jungen Bienen, deren Sinn es offensichtlich ist, die nächste Umgebung des Stockes zu explorieren und den Rückweg zu lernen, sind natürlich nicht mit den Lernspielen höherer Wirbeltiere gleichsetzbar, immerhin aber haben sie ein wesentliches Moment mit jenen gemeinsam : sie vermitteln einen Schatz des latent Erlernten, auf den im Ernstfall zurückgegriffen werden kann.

Mrs SPURWAY-HALDANE. — This consists of heterogeneous points.

1° Concerning the intensity of play movements : our deaf white Cat while holding her kittens in her arms used to kick them with her hind feet so that they screamed, struggled free, ran and hid from her. They were certainly hurt and frightened.

2° Children play strikingly less in some cultures than in our own. This is correlated with economic conditions but not completely so. Perhaps something provided by play for e. g. the Mongol people of the Eastern Himalayas and ourselves is to be sought in religious practices for the Bengalis. Comparison of these cultural differences might throw light on the causation of play in non-human species.

3° Play in domestic Cats has become modified, perhaps culturally, perhaps ecotypically. The Dog-Cat relationship and Cats' play with a Mouse can be compared both with athletics and with the cult of nudes (which can be regarded as playing with the human male sexual drive).

4° To add to Dr. Hediger's survey of play in the Vertebrates, I have seen two male *Rana esculenta* during their second spring, leave the water, squat *facing* each other, and embrace each other's thoraces with what I interpreted to be the arm movements appropriate to amplexus. There was no attempt to achieve the amplexus position, and both were equally active. They croaked continually, expanding their throats like a *R. temporaria*. This noisy wrestling continued for several hours most evenings for several months, and became rarer at the same period as the lateral croak sacs became extruded with increasing frequency. I do not call this play, and the two animals did not move in any way harmoniously — their struggling seemed unritualized. I have never seen an activity describable as play in a Urodele.

K. LORENZ. — I don't think I have an answer to the ethnological points Mrs. Haldane raised. I am very surprised that there are any cultures in which children do not play and I, well, I confess I am slightly doubtful about it, whether they really do not have some sort of play. But I think that the observations of *Rana esculenta*, which you did not call play, may of course be relevant : it might be something comparable to vestigial instinctive activities which make their reappearance in play only, the way Ahlquist described in *Stercorarius*.

XIX

SPRACHE UND UNBENANNTES DENKEN

VON O. KOEHLER
(Freiburg im Breisgau)

Wie die Vergleichende Verhaltensforschung zeigt, haben Mensch und Tiere stets artverschieden, aber in Strenge vergleichbar, elferlei Fähigkeiten bzw. Verhaltensanteile gemeinsam : 1. Die Sinne ; 2. Die Grundtatsachen der Neurophysiologie ; 3. Die Gangarten, d. h. v. Holsts zentralnervöse Automatismen der Fortbewegung ; 4. Die Taxien ; 5. Die Instinkte ; 6. Die Stimmungen ; 7. Die Affekte ; 8. Die angeborenen Auslösemechanismen (AAMs) ; 9. Das Lernvermögen; 10. Die Domestizierbarkeit ; 11. Das unbenannte Denken. In allen diesen 11 Vermögen steckt Ererbtes ; man lernt nicht, Augen zu haben, sondern sie sind uns « angeboren » mit ihrem artgemässen Bau und ihren Leistungen ; ererbt sind ebenso die Grenzen des Lernvermögens. Wann und was einer leicht, schwer oder gar nicht lernt, dafür ist die als ganzes wiederum angeborene Stimmungshierarchie mit verantwortlich, samt den nach der jeweiligen Stimmung aufgerufenen AAMs, in die man hineinlernt. Von alledem, was ein Auge sieht, löst dieses eine Taxis aus und steuert sie, jenes enthemmt als Schlüsselreiz einen AAM, so dass die zugehörige Instinktbewegung abläuft, und Drittes wird dem Gedächtnis einverleibt, « gelernt ». Wer aber in Sachen des Verhaltens nur das Lernen gelten lassen will, dem wird etwas sehr Einfaches doch einleuchten : Man kann nicht lernen zu werden ; ehe man zu lernen beginnt, muss man erst einmal da sein. Dazu aber bedarf es der Fortpflanzung, Vererbung *und* Entwicklung, und die zweifellos stark veraltete Formel, die Vererbung höre bei der Zygote auf, alles Folgende sei Entwicklung, ist genau so viel oder so wenig wert wie die, das Zweizellenstadium beginne im Einzellenstadium mit der Teilung des Zentrosoms oder aber in dem Augenblick, da die letzte Brücke zwischen den beiden Zellplasmen durchreisst. Es ist hoffnungslos, eine Zeitgrenze zwischen Vererbung und Entwicklungsgeschichte ziehen zu wollen. Wie die Genetik zeigt, ist die Modifikationsbreite ererbt ; aber innerhalb ihrer Grenzen wirken keineswegs allein Aussenfaktoren, sondern wie die Phaenogenetik bewiesen hat, greifen Wirkungen von Aussen- *und* von Erbfaktoren in höchst inniger

XX

L'ÉVOLUTION DU COMPORTEMENT DANS SES RAPPORTS AVEC L'INSTINCT

par

HENRI PIÉRON

(Paris)

LE FAIT D'UNE ÉVOLUTION DU COMPORTEMENT

L'activité, dans son milieu, d'un organisme comme unité individualisée, — son comportement observable —, ne peut être dissociée de la structure, de la constitution morphologique de cet organisme. Les formes d'activité exploratrices dépendent étroitement, à la fois des appareils récepteurs utilisables et des dispositifs moteurs, et ces derniers conditionnent les modalités possibles d'attaque ou de défense, de poursuite ou de fuite, comme des activités de pariade, de construction éventuelle d'abris, etc... En outre, la régulation d'activités complexes se fonde sur la différenciation d'un appareil spécial, dont la complication est corrélative de celle des comportements, le système nerveux.

Le fait de l'évolution morphologique est corrélatif du fait, non moins incontestable, de l'évolution du comportement.

Les interrelations évolutives sont directement accessibles à la recherche au cours de l'histoire ontogénique des organismes de structure complexe.

Dans les premiers stades du développement embryonnaire d'un mammifère, une modalité de vie purement parasitaire ne comporte aucune forme d'activité globale de l'organisme en formation, les premières activités réactionnelles, très rudimentaires, sont conditionnées par un certain niveau de la différenciation nerveuse, et les progrès de celle-ci s'accompagnent de manifestations de plus en plus complexes de ces activités ; le parallélisme a pu être suivi avec beaucoup de précision dans le développement de l'Opossum ; qui, après une courte phase intra-utérine se poursuit dans la poche maternelle où le jeune, — encore fœtal —, est facilement accessible.

Dans l'histoire phylogénique que la paléontologie seule permet de retracer

dans ses grandes lignes, à partir d'un niveau déjà bien tardif, malheureusement, seule l'évolution morphologique nous apparaît, et c'est sur celle-ci que l'on peut se fonder pour envisager le développement des activités.

Mais il persiste toujours des formes d'organisation que la paléontologie nous a révélées très primitives, et dont les comportements sont accessibles à l'observation. Si l'on n'a pas encore d'études biologiques des premiers Téléostéens, les Cœlacantes, et si l'on n'a guère observé les Lingules, ces Brachiopodes déjà apparus au cambrien, ce que nous savons de diverses espèces primitives en relation avec leur morphologie et en particulier avec le développement de leur système nerveux suffit pour nous donner confiance dans la valeur générale d'un parallélisme qu'on ne peut aujourd'hui mettre en doute, et que mettent particulièrement en évidence les régressions observées dans les organismes adaptés à une vie parasitaire, régressions aboutissant à une quasi-disparition du système nerveux.

C'est sur un tel parallélisme que s'est fondée la tentative de Louis Lapicque d'établir un tableau hiérarchique des niveaux de comportement des espèces de Vertébrés d'après la valeur du « coefficient de céphalisation », facteur de proportionnalité de la loi de Dubois reliant le poids du cerveau au poids du corps (porté à la puissance 0,56) : sur une échelle logarithmique des poids du corps, les poids de l'encéphale des espèces se situent sur une grille de lignes parallèles hiérarchisées représentant des égalités du niveau de comportement, à une place caractéristique déterminée par la valeur du coefficient de céphalisation (2,8 pour l'Homme ; 0,7 pour les Anthropoïdes et l'Éléphant ; 0,5 pour les Singes ; 0,3 pour les Félidés, 0,07 pour le Rat et la Souris, etc...). Cette tentative intéressante était évidemment assez approximative et encore bien grossière, mais elle représentait une approximation d'une incontestable validité.

Chez les Invertébrés, bien que les données soient encore bien plus imprécises, on ne manque pas pourtant de rapprocher les niveaux exceptionnellement élevés du comportement chez les Céphalopodes tels que le Poulpe, ou chez les Hyménoptères et particulièrement chez les Abeilles, avec le développement et la complexité des ganglions nerveux céphaliques. Dans l'histoire phylogénique, il semble que ce soit bien avant l'évolution des Vertébrés que les stades supérieurs aient été déjà atteints par des Mollusques et par des Arthropodes, et les fossiles de l'ambre témoignent de l'existence de sociétés de fourmis dès l'oligocène inférieur.

Pour les formes les plus élémentaires de la vie, que l'on commence seulement à connaître, et dont ne pouvons rien savoir d'un point de vue historique, on doute qu'il y ait lieu de parler de comportements. Dans un milieu approprié, les fonctions vitales d'assimilation et de reproduction, sous la loi fondamentale de l'homéostasie, s'exercent bien déjà pour les virus, mais y a-t-il des activités d'exploration, de poursuite ou de fuite, il ne le semble pas. L'étude individuelle des bactéries ne paraît pas avoir permis de déterminer encore avec précision leurs formes éventuelles de comportement, mais déjà, statistiquement, on observe des réactions à certaines stimulations provenant du milieu, des attractions et des répulsions.

C'est parmi les Protozaires, chez des Amibes, des Infusoires, que l'on a pu préciser les débuts d'une évolution, et établir les premières bases d'une hiérarchie, en particulier grâce aux observations patientes de Jennings, corrélativement à des débuts de différenciation réceptrice (taches oculaires en particulier) et effectrice (cils et flagelles, trichocystes éjectés, suçoirs, etc...). L'excitabilité par les catégories de stimuli efficaces pour l'ensemble des êtres vivants, mécaniques, chimiques, thermiques, lumineux (radiations solaires) et électriques, est tout à fait générale. Les deux catégories fondamentales de réaction de recherche et de fuite, sont toujours présentes. Mais des comportements de poursuite systématique, par des Infusoires dits chasseurs, comme le *Didinium* se nourrissant de Paramécies, apparaissent déjà assez complexes. Et l'on a pu mettre en évidence des modifications adaptatives du comportement. Metalnikow a constaté que les Infusoires ciliés en présence de granules de carmin les absorbent, puis les rejettent et, au bout d'un certain temps, ne les absorbent plus.

Et Jennings a décrit les réactions du *Stentor*, quand il est fixé et qu'on souffle près de lui de la poudre de Carmin : l'Infusoire commence par se courber, se retourne dans la gaine muqueuse enveloppant son pied, puis renverse brusquement le sens des mouvements ciliaires ; si l'on continue l'insuflation, il se contracte dans sa gaine, et en derniers recours, abandonne ce tube muqueux et, se détachant, s'éloigne. En marche, le *Stentor* qui heurte un obstacle, recule, tourne d'un certain angle et reprend sa marche en avant, pour recommencer sa manœuvre s'il se heurte à nouveau.

Ces « essais et erreurs », suivant l'expression de Jennings, manifestent, dans la sphère du comportement, le caractère essentiel des processus organiques des êtres vivants, cette régulation adaptative qui assure l'homéostasie, condition de la persistance de la vie.

Les phénomènes d'immunisation, d'adaptation enzymatique (telle l'apparition d'une lactase signalée par Dastre chez des canards nourris paradoxalement avec du sucre de lait) sont universels dans les organismes, et la complication évolutive de ceux-ci paraît être plutôt un facteur fragilisant. En revanche le rôle croissant du comportement dans la protection de la vie, et le développement de ses capacités adaptatives paraissent des caractéristiques essentielles d'une évolution qui, à cet égard, peut-être considérée comme progressive.

Toutefois, il ne faudrait pas envisager une sorte de progrès linéaire et continu dans l'histoire de la vie.

Les phénomènes de régression ne sont pas rares dans les lignées phylogéniques, et on les voit apparaître avec évidence dans certaines évolutions ontogéniques. Si, dans les premiers stades de développement des Métazoaires, l'organisme mène passivement une vie parasitaire plus ou moins longue, il existe de nombreuses espèces où des stades larvaires comportent une activité très supérieure à celle qui caractérise la vie des adultes. C'est le cas, par exemple, des Ascidies, fixées après une vie larvaire qui a permis de les rapprocher des Vertébrés en raison d'une analogie avec les Poissons, ou encore le cas des crustacés Cirrhipèdes, dont les larves nageuses ont un comportement bien

plus complexe que les adultes fixés, balanes ou anatifes ; et le contraste est plus frappant encore quand la fixation sur un autre organisme permet aux adultes un parasitisme total, comme pour cet autre Cirrhipède, la Sacculine, transformée en une masse amaeboïde, fixée à l'abdomen d'un crabe qui la nourrit par transfusion continue, et dont on ne peut plus déceler aucune forme de comportement.

Dans de nombreuses espèces parasites, il appartient aux larves de trouver leur hôte, de s'y introduire, et de préparer, dans leur comportement adaptatif, les facilités d'une vie qui peut continuer ensuite par le simple jeu de processus organiques n'exigeant plus une collaboration des modes d'activité générale. Sans atteindre ce caractère extrême de régression évolutive, on peut observer dans d'assez nombreux cas, chez des Insectes, un comportement plus complexe des larves que des adultes, dont l'activité peut se limiter à assurer la pariade et la reproduction. La larve de Phrygane, construisant ses abris, celle de Fourmilion creusant son piège, donnent des exemples de ces comportements adaptatifs particuliers. Mais tous ces cas n'empêchent pas que l'ensemble de l'évolution phylogénique puisse se caractériser par certains traits généraux.

LES CONDITIONS DE L'ÉVOLUTION DU COMPORTEMENT

PRÉCISION ET ÉTENDUE DES INFORMATIONS DE BASE

Pour guider la conduite, des informations doivent être recueillies sur les objets et phénomènes extérieurs et sur les situations spatiales. Les comportements pourront être d'autant mieux adaptés aux conditions de milieu que ces informations seront plus nombreuses, plus variées, plus précises. Des sensibilités plus fines, des capacités discriminatives plus grandes, pour des catégories plus nombreuses de stimulations, jouent donc un rôle important. De fait, on constate que l'évolution phylogénique comporte un notable progrès dans les capacités générales d'information ; mais, si l'on envisage séparément les systèmes sensoriels, on ne trouve plus aucune continuité du progrès. Il existe d'étroites relations entre les conditions éthologiques de la vie des espèces et le développement de tel ou tel système récepteur.

Si l'on place l'homme, ce tard venu, au sommet de l'échelle évolutive, on peut trouver, pour chacune de ses capacités sensorielles, des espèces animales moins évoluées qui présentent des capacités supérieures ou au moins égales.

La plus fine sensibilité tactile de la lèvre et de la langue chez l'homme ne dépasse pas celle du bord du manteau ou des tentacules palléaux des Mollusques, et n'équivaut pas à celle de la ligne latérale des Poissons, en particulier en matière de stimulation vibratoire, et l'excitabilité vibratoire des

poils des cerques des grillons est notablement supérieure à celle de la peau humaine, à la fois pour le seuil absolu et la marge des fréquences efficaces.

Notre grande sensibilité vestibulaire à la direction de la pesanteur (15′ à 30′) ne dépasse pas celle des statocystes de limaces qui sont sensibles à des variations de pente de l'ordre de 20′ d'angle.

Un grand nombre d'espèces de mammifères entendent des sons engendrés par des périodicités vibratoires que nous rangeons dans les ultrasons, et les Chauves-souris repèrent les obstacles par l'écho de cris brefs et répétés qu'elles émettent à des fréquences de l'ordre de 60.000 cs, cependant que, dans l'eau, les Marsouins utilisent le même système de repérage (émettant des « clicks » dont le spectre sonore s'étend de 20.000 à 120.000 cs). Chez les Orthoptères, dont les émissions sonores aériennes constituent des appels sexuels, l'échelle audible, si elle est plus limitée du côté des basses fréquences, s'étend très loin dans la zone des fréquences élevées (au moins jusqu'à 45.000 cs chez divers Acridiens). Les seuils absolus, à l'optimum de fréquence, sont du même ordre que ceux de l'homme, des mammifères et des oiseaux, c'est-à-dire qu'ils sont proches de la limite indépassable, correspondant au bruit de fond de l'agitation brownienne.

Ce qui constitue un progrès évolutif notable, c'est la capacité de discrimination tonale des fréquences, qui atteint son maximum chez diverses espèces d'oiseaux et de mammifères, et en particulier chez l'homme.

Les sensibilités thermiques au froid et au chaud sont inégalement répandues ; elles font généralement défaut chez les Invertébrés marins, et comportent dans des cas spéciaux des dispositifs récepteurs spécialisés, au moins pour la chaleur rayonnante, en particulier chez des Reptiles et certaines espèces d'Insectes (Orthoptères, Hémiptères hématophages). Elles sont diffuses, mais très développées chez les Vertébrés homéothermes.

La sensibilité lumineuse, en l'absence même d'organes récepteurs différenciés, a un caractère universel, mais elle atteint une limite indépassable pour l'œil des Vertébrés supérieurs et en particulier de l'Homme, chez qui une sensation peut être déclenchée par une absorption dans les récepteurs rétiniens de deux photons seulement. Les limites spectrales efficaces du rayonnement solaire sont assez peu variables ; elles s'étendent généralement moins loin dans la région des grandes longueurs d'onde que chez les mammifères diurnes (environ 800 millimicrons) ; si elles s'étendent plus loin dans la région de l'ultraviolet chez beaucoup d'Invertébrés, c'est en raison de l'absorption de courtes longueurs d'onde par les milieux oculaires des Vertébrés (l'ablation du cristallin opacifié par la cataracte permettant à l'homme de percevoir des radiations proches de 300 millimicrons). L'extension de la zone spectrale de visibilité des deux côtés chez l'Homme est due à la présence de deux systèmes récepteurs présentant un décalage dans la lucivité spectrale, dualité observée chez la plupart des Vertébrés.

La discrimination chromatique des radiations de diverses fréquences n'apparaît guère que chez des Arthropodes parmi les Invertébrés, se montrant assez développée chez des Hyménoptères, et en particulier chez les Abeilles.

Elle est en revanche assez générale chez les Vertébrés, sous la forme dite dichromatique (distinction de deux couleurs seulement dans le spectre), faisant défaut toutefois dans les espèces de mœurs nocturnes, et elle se rencontre sous la forme la plus développée, dite trichromatique, dans les espèces les plus évoluées, en particulier chez les Singes et chez l'Homme, qui, dans le spectre, distingue jusqu'à 150 tonalités chromatiques (réalisables par combinaisons de trois couleurs fondamentales).

Une sensibilité chimique assure des reconnaissances qui commandent des attractions ou répulsions, permettant à tel Infusoire (*Didinium*) de différencier dans les espèces de Paramécies celles qu'il prend pour proie : elle est universellement répartie sans que se dessine nettement une évolution progressive ; une limite indépassable de cette sensibilité — correspondant à l'efficacité de l'absorption d'un tout petit nombre sinon même d'une seule molécule dans une cellule réceptrice — s'observe en effet à des niveaux organiques inférieurs, comme à des stades assez évolués, dans des attractions de gamètes présidant à la fécondation (à rapprocher de l'activation par une seule molécule de crocine d'anthérozoïdes de *Chlamydomonas*) et dans celles de papillons mâles venant trouver une femelle à des kilomètres de distance (Butenandt, ayant extrait la substance attractive de la femelle de *Bombyx mori*, a montré l'efficacité chez le mâle de l'approche d'une baguette humide d'une solution en contenant moins d'un milliardième de gramme). Malgré la grande finesse de la sensibilité olfactive de l'homme pour certaines substances chimiques (le mercaptan étant perceptible au taux de quarante milliardièmes de milligramme par litre d'air), de nombreuses espèces animales manifestent une notable supériorité sur lui, parmi des Insectes et des Mammifères terrestres, les Mammifères marins et les Oiseaux étant au contraire assez mal partagés, ces derniers en compensation de la dominance de leur vue : le Cobaye est mille fois plus sensible au nitrobenzène, et le Chien l'est des millions de fois aux acides gras (cent millions de fois pour l'acide acétique).

Ce sens des individualités chimiques, qui chez les Vertébrés se localise sur la zone différenciée de l'appareil olfactif, permet une discrimination d'un très grand nombre d'odeurs individualisantes, sans que, faute d'inventaires, on puisse faire une comparaison de la richesse du registre olfactif des différentes espèces ; toutefois, c'est à ce seul point de vue que l'on peut admettre une certaine évolution progressive atteignant son maximum chez les Mammifères macrosmatiques : le chien peut reconnaître à l'odeur un très grand nombre de personnes différentes. Mais déjà des fourmis reconnaissent, outre les odeurs caractéristiques de diverses colonies de la même espèce, celle de certaines de leurs compagnes.

Les sens des fonctions biochimiques, — acide, salé, amer, sucré —, qui se différencient dans les bourgeons gustatifs des Vertébrés, — n'ont pu être identifiés avec certitude dans les groupes inférieurs d'Invertébrés, mais il est probable que le premier de ces sens spécifiques —, qui est représenté au niveau organique comme base de la régulation homéostasique du *p*H, — celui de l'acide, indépendamment du sens individualisateur des divers acides, intervient très tôt. C'est le sens du sucré qui est le moins répandu, sa présence étant en relation avec les conditions éthologiques (au moyen de récepteurs situés sur les tarses des pattes antérieures de Papillons, de Mouches, d'Abeilles). Certaines sensibilités spécifiques, à l'humidité, à l'oxygène, ont pu être mises en évidence chez quelques espèces, exceptionnellement, en dehors de la marche générale de l'évolution.

Les capacités d'information, en ce qui concerne les repérages spatiaux, présentent bien dans l'ensemble une évolution progressive, mais toujours sans cohérence.

En ce qui concerne les repérages tactiles, ils sont liés surtout à une exploration active, et dépendent donc de certains instruments de l'activité, ceux-ci devant être envisagés en second lieu.

Les repérages thermiques ont un caractère exceptionnel, et, pour les repérages olfactifs, ils sont facilités par des instruments explorateurs tels que des antennes chez les Arthropodes, des siphons mobiles ou des trompes comme celles de divers Gastéropodes ou celle de l'Éléphant.

Le repérage acoustique de sources sonores repose, chez les Mammifères, sur la dualité symétrique des récepteurs auriculaires, se limitant alors à une direction de latéralité dans un plan; il est perfectionné par une mobilité des pavillons de l'oreille permettant une exploration spatiale en l'absence même d'un comportement explorateur, toujours efficace, par mouvements de la tête ou du corps.

Le repérage par dualité réceptrice se montre particulièrement précis chez des Orthoptères, avec les organes récepteurs des pattes antérieures, chez les Grillons par exemple, dont la femelle arrive à se diriger vers le mâle dont elle entend les appels. Les repérages auditifs en distance d'après des retards d'écho, se rencontrent chez quelques espèces de Mammifères (Chauves-souris, Marsouins).

Le repérage visuel en direction a une précision conditionnée par l'appareil optique de formation des images sur la surface réceptrice et par la densité des récepteurs indépendants susceptibles d'analyser ces images. C'est pour cette capacité d'information que l'évolution progressive est la plus frappante d'après les déterminations d'acuité visuelle des espèces animales. C'est chez des Oiseaux prédateurs que cette acuité atteint son maximum, dépassant de peu toutefois celle de l'Homme. Elle reste très inférieure chez les Arthropodes dont l'œil comporte une juxtaposition de dispositifs optiques indépendants (atteignant au mieux un angle séparateur de 1° chez l'Abeille, au lieu de 30″ chez l'homme, soit une différence de 1 à 120). Mais le dispositif optique des Vertébrés — dont se rapproche curieusement celui des Céphalopodes — implique une mise au point en fonction de la distance et est surtout adapté à une vision relativement lointaine ; celui des Arthropodes est indépendant de la distance et n'exige pas d'accommodation ; aussi, en vision très proche, au-dessous de 1 centimètre de distance, c'est ce dispositif qui assure une notable supériorité.

D'autre part, au cours des déplacements, l'acuité, dont le pouvoir maximum se limite à une petite région centrale, exige une certaine durée de stimulation stable au niveau de cette région, et des mouvements oculaires doivent

compenser ceux du corps pour le maintien de la position optima de l'image ; en outre, pour des stimulations instables, la persistance des images entraîne des confusions de superposition ; or, chez divers Insectes (Autrum) la discrimination temporelle est plus fine (la fréquence critique de fusion étant huit fois plus élevée chez l'Abeille que chez l'Homme). Ainsi, des repérages spatiaux au cours d'un vol rapide, en dépit de l'absence de mouvements oculaires compensateurs, peuvent encore être assurés.

Notons que les mouvements d'exploration des yeux sont très inégalement répartis ; ils font défaut chez les Oiseaux, et en revanche ont des amplitudes très accrues avec des yeux pédonculés chez les Crustacés, ou certaines espèces de Poissons.

L'information sur les distances en profondeur par le jeu de la vision binoculaire, avec mouvements coordonnés des yeux assurant les réglages de convergence, caractérise les Primates. Toutefois, le Caméléon possède une capacité d'utiliser, soit des mouvements oculaires d'exploration indépendants, soit des mouvements coordonnés de réglage en convergence assurant une perception précise de distance dans des limites assez proches, correspondant à la projection de la langue sur une proie (une vingtaine de centimètres).

Des repérages fixes d'une distance déterminée, en l'absence de mouvements oculaires se rencontrent exceptionnellement, chez des Oiseaux (avec le trident visuel par double fovea, découvert par Rochon-Duvigneaud chez des Rapaces), ou chez la larve de Libellule (pour la distance de projection du masque capturant les proies).

Les repérages spatiaux qui sont à la base des capacités d'orientation lointaine relèvent de diverses catégories d'informations sensorielles, avec prédominance générale de la vue.

Le seul mode d'information de caractère exceptionnel que l'on ait mis en évidence, et qui fait défaut aux Vertébrés, a été mis en évidence chez des Hyménoptères, Abeilles et Fourmis : c'est celui qui repose sur une détermination du plan de la polarisation de la lumière, et permet des repérages célestes. Il interviendrait aussi chez des Crustacés, par exemple chez les Talitres, pour leur permettre sur le sable de regagner toujours directement la mer.

Le perfectionnement des organes récepteurs accroît évidemment les capacités d'information, facilitant ainsi une adaptation plus précise du comportement.

Mais les systèmes centraux accueillant les informations pour en permettre l'utilisation jouent un rôle non moins important : les développements considérables des centres olfactifs chez divers Mammifères, des ganglions optiques chez les Céphalopodes et les Abeilles, entre autres, interviennent à la base des activités fondées sur les informations olfactives ou visuelles.

PRÉCISION ET MULTIPLICITÉ DES DISPOSITIFS EFFECTEURS

Les comportements complexes des organismes les plus évolués ne sont rendus possibles que si des moyens de s'exercer sont donnés aux diverses formes d'activité, et le développement des appareils effecteurs est dans la ligne de l'évolution phylogénique. On ne peut guère parler de comportement chez les Spongiaires, dont l'activité se limite aux mouvements de cils vibratiles et à des contractions éventuelles de cellules sphinctériennes obturant des pores inhalants, ou de l'oscule par où s'échappe le courant d'eau.

La différenciation des appareils locomoteurs se fait en des directions variées, reptation, natation, vol, marche, saut, fouissement, avec des combinaisons de toutes sortes, et de multiples cas de régression comme celui qu'on observe chez les Mammifères marins.

Les dispositifs d'attaque et de défense, déjà différenciés chez certains Protozoaires, présentent des aspects multiples, plus ou moins perfectionnés, sans qu'on puisse les rattacher par des liens phylogéniques : production de venins et de toxiques projetés ou injectés, morsures, pincements, griffures, et mêmes décharges électriques chez divers Poissons. Ce qui conditionne particulièrement les niveaux élevés de comportement, c'est l'existence, d'un côté, de dispositifs effecteurs permettant des transports, des constructions, et ce qu'on peut appeler des « manipulations », tant la main humaine a paru jouer à cet égard un rôle capital, et, de l'autre, d'appareils assurant des appels, des signalisations, des communications, par des moyens lumineux et surtout sonores. Les mandibules des Hyménoptères, les becs d'Oiseaux, les bras des Poulpes, les trompes des Éléphants permettent des activités manipulatrices complexes et variées, mais ces dispositifs ne sont évidemment, ni réellement nécessaires, ni surtout suffisants.

Des comportements de niveau élevé se produisent bien en effet chez des espèces qui ne disposent pas d'appareils différents de ceux de nombreuses espèces voisines, incapables de réaliser des activités équivalentes : c'est ainsi que des Crabes savent, avec leurs pinces, les uns brandir des actinies, les autres se coller un déguisement d'algues sur la carapace, que les fourmis du genre Œcophylla cousent pour faire leur nid avec des feuilles qu'elles réunissent au moyen du fil secrété par leurs larves, tenues dans leurs mandibules et servant de navettes.

Le rôle de la main paraît évidemment essentiel dans l'activité humaine, mais des hommes privés de leurs bras ont réussi à écrire, à dessiner ou à peindre en se servant de leurs pieds.

Si c'est bien grâce à ses tentacules qu'un Poulpe dont j'étudiais les capacités d'apprentissage réussissait à déboucher immédiatement un bocal dans lequel il voyait s'agiter un crabe, ce n'est pas la considération de la présence de ces tentacules qui aurait permis de prévoir un tel comportement.

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL RÉGULATEUR

Les niveaux élevés d'activité sont en relation avec une richesse de systèmes assurant la régulation de la conduite, dépendant du développement de l'appareil nerveux supérieur.

Nous avons initialement rappelé le parallélisme général qui existe chez les Vertébrés, et plus particulièrement chez les Mammifères, entre le coefficient de céphalisation et la place des espèces dans une hiérarchie de capacité, ce coefficient marquant en somme la valeur relative des centres supérieurs qui ne sont pas affectés aux projections directes, afférentes et efférentes. Et nous avons signalé aussi le développement considérable de centres homologues dans des espèces d'Hyménoptères et de Mollusques Céphalopodes qui occupent les sommets de la hiérarchie chez les Invertébrés. Il n'y a pas d'études systématiques permettant de préciser des relations dont la réalité toutefois ne peut faire de doute. Et surtout nous ne pouvons envisager, en dehors de groupes assez homogènes, de caractériser les niveaux de la conduite par des examens histologiques, si complets soient-ils, du système nerveux. Et quand nous confrontons les niveaux de conduite les plus élevés, ceux de l'Homme et de l'Abeille, nous sommes bien difficilement en mesure de les classer sur une échelle commune. Qu'y-a-t-il de commun, qu'y a-t-il d'irréductible dans le progrès évolutif du comportement, c'est ce qui doit être examiné.

SENS GÉNÉRAL DES STADES INITIAUX DE L'ÉVOLUTION

Le progrès initial est essentiellement celui d'une *intégration unificatrice*, caractéristique de la réalisation d'un comportement global de l'organisme comme individualité, lorsque le passage de la cellule à un édifice pluricellulaire, même en dehors des formations proprement coloniales, tend à aboutir à des « républiques de réflexes » suivant l'expression d'Uexküll. Le développement de l'appareil intégrateur qu'est le système nerveux conditionne ce progrès qui se poursuit avec la formation des centres supérieurs de coordination générale.

Le second aspect du progrès évolutif, lié à une certaine plasticité réactionnelle par enregistrement des effets d'expériences vécues, consiste en une capacité croissante d'*anticipation* fondée sur les mécanismes du *conditionnement.*

Voyons de plus près ces deux caractères essentiels.

RÉFLEXES PARCELLAIRES ET COMPORTEMENT GLOBAL

Les autorégulations liées à la vie doivent se compléter de régulations relationnelles. Lorsqu'un courant d'eau pénètre dans la cavité d'un Spongiaire par jeu des cils vibratiles, l'oxygène et les particules organiques se trouvent captés par des mécanismes qui relèvent des autorégulations. Mais chez une Actinie, s'il continue à en être de même pour l'oxygène, en ce qui concerne les aliments, ils sont saisis par les tentacules qui adhèrent aux proies et viennent en se rabattant les introduire dans la cavité générale. Ces réactions sont influencées par les régulations générales, car, en état de satiété, les mêmes stimulations des tentacules ne provoquent plus l'adhérence et l'introduction des aliments. La complication structurale des organismes plus évolués entraîne une multiplication de réactions parcellaires tendant à s'automatiser et à échapper plus ou moins à la régulation générale du comportement. Ce sont là les réflexes au sens strict.

Ces réactions parcellaires automatisées, qui apparaissent au cours du développement ontogénique de l'Homme et des Mammifères, à un certain stade, consécutif aux réactivités globales, indifférenciées, ont un caractère universel, échappant inégalement aux influences régulatrices supérieures qui assurent l'unité du comportement. Chez le nourrisson qui prend le sein, des réflexes de succion se trouveront, quand le cortex cérébral sera plus développé, intégrés dans tout un comportement adapté. Mais des régulations organiques peuvent se manifester qui, sous l'influence d'une intoxication substituent, par exemple, des réflexes de vomissement à des réflexes d'ingurgitation, tout comme se renversent les mouvements ciliaires commandant la pénétration d'un courant d'eau, quand celui-ci contient une substance toxique, dans de nombreux organismes, des Lamellibranches par exemple. La suppression expérimentale, chez les animaux les plus évolués, des centres supérieurs assurant la régulation du comportement unifié laisse persister les réactions parcellaires préalablement intégrées, libérant des réflexes. Ainsi le Chien décérébré qui ne sait plus se nourrir boira encore du lait, mais seulement quand son museau entrera à son contact.

Des actes d'aspect identique peuvent répondre au mécanisme du réflexe automatisé ou à celui d'une activité intégrée.

Je citerai à cet égard le cas des réactions d'autotomie. Lorsqu'on serre une patte de Crabe, une patte sauteuse de Sauterelle, pour une certaine pression il se déclenche un réflexe qui provoque, par un mécanisme tout préparé, la section de la patte ; on peut, en certains cas, provoquer ainsi la chute de toutes les pattes d'un animal. Chez des Phasgonurides, la compression du tibia des pattes antérieures provoque la réaction plus complexe d'autopsalize que j'ai découverte avec Rabaud, la sauterelle venant avec ses mandibules sectionner le fémur.

Mais, pour l'autotomie du Crabe ou de la Sauterelle, on peut la voir se réaliser comme un élément d'un comportement de fuite, ainsi que j'ai pu l'établir : si l'on attache un *Carcinus maenas* par une patte, l'animal mourra sans se dégager, et de même pour diverses espèces de Sauterelles. Mais en présence d'un Poulpe qui s'approche de lui, le *Carcinus* autotomise sa patte et s'échappe ; en présence d'une Mante prête à la saisir, la Sauterelle fait de même.

Parmi les réactions relationnelles celles que l'on range sous le nom de tropismes, du fait qu'elles sont caractérisées par une orientation spatiale définie sous l'effet d'une stimulation, comprennent, tantôt des réflexes automatisés échappant aux coordinations intégratrices, tantôt des actes de comportement unifié. Et là encore il est souvent délicat de faire la distinction.

En voici un exemple relevant du « géotropisme » des Limaces. Crozier a établi une loi reliant l'angle de redressement d'un animal en marche sur un plan, que l'on incline latéralement, au sinus de l'angle d'inclinaison, en rapport avec la dissymétrie dans l'effet proprioceptif de l'action de la pesanteur. Mais cette loi, qui se rattacherait à un réflexe parcellaire de géotropisme négatif, ne vaut plus dans des conditions différentes où se déclenche un comportement de fuite : J'ai placé au fond d'un récipient plein d'eau une plaque de verre sur laquelle la limace se déplaçait et soulevé latéralement la plaque ; or, quel que fût l'angle de soulèvement, le redressement dans la marche de l'animal a toujours atteint la ligne de plus grande pente. L'incitation au géotropisme négatif permettant l'émersion entraîne une conduite que guide la perception de la direction de la pesanteur (avec une finesse de l'ordre de 20′ d'angle) au moyen des statocystes, dans un milieu où, en raison d'une faible différence de densité, la pesanteur n'exerce plus aucune action sur les propriocepteurs.

Dans l'ensemble, en dépit d'une tendance à une multiplication de réflexes parcellaires plus ou moins indépendants corrélativement à la complication structurale des organismes, le progrès général se marque par l'intégration croissante assurant le contrôle régulateur des activités, au moyen d'un appareil central pour la commande du comportement, appareil dont la destruction éventuelle entraîne une libération de nombreux automatismes partiels.

ANTICIPATION CONDITIONNÉE

La régulation vitale comporte des réactions adaptées à des stimulations déterminées, et en particulier des réactions de défense vis-à-vis de facteurs nocifs. Le conditionnement, étudié par Pavlov comme une fonction du cortex chez les Mammifères supérieurs, entraîne, par associations répétées entre un stimulus indifférent et un stimulus réactogène qui la suit, un transfert au premier de l'efficacité réactogène du second, en sorte que la réaction tendra à devenir anticipatrice.

Or, ce mécanisme du conditionnement anticipateur apparaît déjà dans des organismes très primitifs. Il se manifesterait même chez des Protozoaires

d'après des expériences de Métalnikov. En tout cas j'en ai mis en évidence chez des Cœlentérés dans les premières années du siècle.

Dans les mares rocheuses, à de hauts niveaux de la zone de balancement des marées, des Actinies (*Actinia equina*) se ferment dès que le calme survenu indique le retrait de la mer, et leur train de vie ralentie économise alors la consommation d'oxygène, à un moment où il n'y a en fait aucune réduction du taux de l'O_2 dans le milieu (cette réduction se produisant ensuite, du moins pendant les nuits où les algues consomment au lieu de produire). Cette réaction protectrice est engendrée directement par l'anoxie (mise en évidence aussi récemment chez le Limule dont les mouvements respiratoires diminuent et même s'arrêtent lorsque diminue le taux d'oxygène, d'après Waterman et Dorothea Travis). En milieu clos et calme, la réaction devenue anticipatrice fait plus ou moins défaut chez des Actinies des mares de bas niveaux qui n'ont pas eu d'expériences répétées d'anoxie.

Placées sur des rochers émergeant aux basses mers, des Actinies de cette espèce se ferment aussi très tôt à mer descendante et, même en plein soleil résistent à la dessication jusqu'au retour de la marée. L'émersion intermittante au départ de la mer provoque la réaction de défense contre une dessication future. Or, dans une mare d'eau salée où des Actinies vivaient depuis longtemps sans être jamais soumises à émersion, proche du Laboratoire dans l'île de Tatihou, celles-ci, comme d'autres que j'avais conservées plusieurs mois en aquarium, ne savaient plus se fermer précocement et souffraient d'une mise à sec ; soumises à nouveau à l'émersion périodique du balancement des marées, elles recommencèrent à réagir anticipativement après quelques jours.

Ce processus, qui indique une utilisation de l'expérience dans la régulation des activités, joue un rôle fondamental dans l'évolution des comportements pour le progrès des capacités adaptatives.

La réalisation de l'association donnant une signification à des stimuli quelconques arrive à se faire avec une facilité plus grande, et peut même être assurée après une expérience unique, comme chez un Lézard qui a mordu une cantharide et se refuse à toucher désormais à une telle proie, et comme chez les Rats qui, échappant à la mort après avoir absorbé un toxique sont prémunis définitivement. D'autre part les délais peuvent s'accroître notablement entre les stimulations associées par conditionnement. Et des retards dans les réactions peuvent se modeler sur l'intervalle de temps séparant habituellement un stimulus signalisateur de l'apparition des conditions auxquelles les réactions doivent répondre, avec, en cas d'un retour périodique régulier de ces conditions, installation de rythmes correspondants dans les activités, rythmes susceptibles de se poursuivre quelque temps en l'absence des stimulations inductrices.

LES DEUX EMBRANCHEMENTS DU PROGRÈS ÉVOLUTIF

Deux modalités bien différentes s'observent dans les comportements adaptés, particulièrement frappantes, en ce qui concerne les formes supérieures, réalisant des adaptations souvent très complexes. Le développement ontogénique les oppose clairement.

Dans une de ces modalités l'adaptation est progressive, elle résulte, au cours de la vie individuelle de l'organisme, d'une utilisation de l'expérience par le mécanisme du conditionnement, aboutissant plus ou moins vite à des patterns d'activités qui sont constamment modifiables et restent souples, ces patterns pouvant d'ailleurs intégrer des éléments automatisés (d'équilibration, d'exploration sensorielle, de déglutition, etc...).

Dans l'autre modalité, les patterns adaptatifs se trouvent réalisés d'emblée, et sont inscrits dans la structure constitutive des organismes ; ils se manifestent comme des enchaînements ordonnés d'activités plus ou moins nombreuses, successivement déclenchées par des stimulations provenant de l'extérieur ou du jeu des régulations internes (sécrétions hormonales en particulier, maturations organiques, etc...). Ces comportements, d'allure générale assez rigide, pouvant dans leurs manifestations particulières se rapprocher des réflexes parcellaires et donner une impression d'automatisme aveugle, se montrent cependant susceptibles, en certains cas, d'adaptations plus souples relevant d'expériences individuelles acquises par un mécanisme de conditionnement, qui n'est jamais entièrement exclu. On trouve, à cet égard, d'une espèce à une autre ou parfois d'un individu à un autre, des différences de réactions quand les circonstances entraînent un raté dans le déroulement du pattern. Les exemples en sont nombreux, tel Hyménoptère continuant d'ordinaire à approvisionner un nid percé dont les proies apportées s'échappent et finissant par le clore malgré sa vacuité, alors qu'un individu de la même espèce arrête l'approvisionnement et répare le dommage de l'ouverture du nid avant de le reprendre.

Les comportements acquis par les espèces, et qui en sont aussi caractéristiques que les structures morphologiques, sont appelés des *instincts*.

Malheureusement on emploie le même mot pour désigner des facteurs réifiés de la régulation vitale, à signification finaliste de tendance vers un but, instincts de conservation, de reproduction, etc...

Il y a là une source fréquente de confusions et de vaines discussions. Le fait notable, au point de vue évolutif, c'est la divergence qui se marque phylogéniquement entre le perfectionnement progressif des patterns instinctifs et le développement croissant des capacités individuelles de progrès dans les comportements.

Cette divergence accompagne celle qui régit l'évolution zoologique des Arthropodes d'un côté et des Vertébrés de l'autre, et s'oppose à la notion d'une

évolution tout entière dirigée vers l'Homme, comme l'ont conçue Teilhard de Chardin ou Vandel.

Les Hyménoptères présentent le sommet de l'évolution des instincts, les Primates celui du progrès des capacités individuelles d'adaptation, de l'intelligence, avec réduction extrême du bagage de patterns héréditaires, encore décelables dans les comportements de tétée et d'exploration des nourrissons, et jusqu'à un certain point dans ceux d'accouplement.

Chez les Céphalopodes, le niveau relativement élevé des comportements résulte d'un certain équilibre entre la richesse des instincts et les capacités plus souples d'adaptation individuelle.

Dans tous les cas, le progrès des comportements est corrélatif du développement des centres nerveux supérieurs, au niveau céphalique. Mais, tandis que, chez les Hyménoptères, ces centres (corps pédonculés) où aboutissent les informations sensorielles reçues par les lobes de projection, comportent structurellement les mécanismes qui assurent la réalisation des patterns instinctifs, laissant fort peu de place libre pour la formation par conditionnement de nouveaux patterns de comportements adaptatifs, le cortex des Primates, et particulièrement de l'Homme, est pour la plus grande part une sorte de terre vierge prête à l'établissement d'innombrables mécanismes à partir d'un riche ensemble d'informations sensorielles, dont la signification doit s'acquérir au cours des expériences individuelles, afin de diriger les activités adaptatives correspondant à cette signification, tandis que cette signification est inscrite d'emblée dans les patterns instinctifs.

Rien ne se transmet chez les Vertébrés des mécanismes cérébraux acquis au cours de la vie individuelle ; l'ardoise qui se reconstitue dans le développement ontogénique se trouve effacée et prête à servir *de novo* (1).

On peut naturellement se demander si l'origine des mécanismes instinctifs qui se sont fixés dans le système nerveux ne réside pas dans le passage au patrimoine héréditaire d'acquisitions individuelles. Mais aucun fait ne permet de résoudre ce problème d'origine qui reste toujours en suspens pour tous les processus d'évolution, aussi bien morphologique que fonctionnelle.

La divergence entre les progrès des instincts et ceux des capacités d'acquérir individuellement les modalités adaptatives les plus élevées de comportement entraîne en tout cas une importante conséquence pour l'ontogénie.

Si les larves d'Hyménoptères doivent avoir leur vie assurée au cours de leur développement, de manières assez variées, depuis un approvisionnement accumulé une fois pour toutes, jusqu'à des soins alimentaires continus, aucun

(1) Si le comportement des Vertébrés supérieurs est régi par le cortex, celui-ci est cependant soumis aux centres diencéphaliques qui assurent les régulations fondamentales par des mécanismes héréditairement transmis. Et l'on a récemment découvert chez les Mammifères que c'était la formation réticulaire de l'encéphale — où viennent s'entremêler des dérivations de tous les messages afférents — qui conditionnait, par envoi d'excitations à tout le cortex, le maintien de la vigilance coordinatrice dont dépend l'unité du comportement. Les plus légères alarmes provenant des systèmes nociceptifs ont à cet égard une efficacité énorme.

apprentissage réel des comportements n'est nécessaire, ceux-ci étant régis, aussi bien au cours des stades larvaires que de ceux de la vie adulte, par les patterns instinctifs. En revanche la vie parasitaire purement organique des embryons de Vertébrés doit se continuer par un développement éducatif plus ou moins important des comportements chez divers Oiseaux (1) chez les Mammifères supérieurs et surtout les Primates. Le développement exige alors une vie en groupe, tout au moins familial. Il a pris une importance plus grande dans les groupes sociaux, et c'est en fonction de la vie sociale que les comportements humains ont atteint leurs niveaux les plus élevés.

Mais c'est également dans des organisations sociales, d'Abeilles, de Fourmis, de Guêpes, parmi les Hyménoptères, mais aussi des Termites, Isoptères très primitifs, que se sont constitués les comportements instinctifs les plus complexes.

La question du rôle de la socialisation se pose donc dans les deux embranchements.

LE ROLE DE LA SOCIALISATION DANS L'ÉVOLUTION

Si l'on examine le cas des Sociétés d'Insectes les plus évoluées, celles des Termites, de multiples espèces de Fourmis et de l'Abeille mellifique dont l'homme utilise le miel depuis les temps les plus reculés, on remarque les possibilités accrues d'adaptation qu'a données l'organisation de collectivités formées par des nombres souvent énormes d'individus avec une division du travail généralement appuyée par une formation de castes morphologiquement différenciées et une spécialisation très étroite des fonctions reproductrices : constructions d'habitations de structure complexe, termitières, fourmilières, ruches, établissements de routes, de passerelles vivantes de fourmis ; exploitation systématique de ressources nutritives, récoltes de graines par les Fourmis moissonneuses, de pollen et nectar par les Abeilles, élevages de Pucerons et cultures de champignons par des Fourmis, grandes expéditions de chasse des Éciton, etc... ; maintien d'un niveau homéothermique dans les ruches ; élevage systématisé du couvain ; tendance à une communauté alimentaire par les échanges trophallaxiques, spécialisation d'ouvrières constituant de véritables pots de miel comme réserve de nourriture (*Myrmecocystus*). Il se développe des patterns de collaboration et d'entraide qui arrivent, chez les Abeilles tout au moins, à comporter des communications et des échanges entre individus : des explorations peuvent alerter des butineuses pour l'exploitation d'une source découverte de matériaux nutritifs, et indiquer grâce à des mimiques spéciales de danse la direction et la distance approximative de cette source, comme l'a établi von Frisch.

Les instincts de construction peuvent comporter des formes d'un niveau

(1) On peut noter que le chant des Oiseaux, suivant les espèces, se développe, tantôt par simple maturation d'un pattern instinctif très caractéristique et tantôt par imitation et acquisition progressive.

vraiment supérieur d'adaptation avec surtout les tissus de feuilles cousues des *Oecophylla*, les alvéoles en prismes hexagonaux si géométriquement réguliers des Abeilles.

La socialisation se marque par l'intervention de processus de régulation sociale susceptibles d'aller à l'encontre des régulations organiques individuelles, et ayant pour effet le maintien des collectivités au dépens des individus. L'Abeille, pour la défense de la ruche, se suicide en piquant l'ennemi ou l'intrus, ce qui entraîne la perte de l'aiguillon et une mutilation fatale. Les reines de Fourmis ou d'Abeilles massacrent celles d'entre elles qui compromettraient l'unité de la colonie ; les faux bourdons sont exterminés par les ouvrières quand leur rôle dans la fécondation n'est plus à attendre.

Et les régulations, en cas de privation de reine, se manifestent même sur le terrain organique. Des exemples très remarquables de modifications socio-organiques ont été données par Grassé chez les Termites. Certains « ratés » de régulation ont pu d'ailleurs être observés sous forme de phénomènes de tolérance de parasites et même de symphilie, particulièrement chez des Fourmis : des colonies de *Formica sanguinea* sont appelées à disparaître parce que les ouvrières soignent les larves de la *Lomechusa strumosa* aux dépens des leurs propres ; et les *Atemeles*, soignés par les *Formica fusca*, dévorent les larves de leurs hôtes.

Il y a sans doute quelques relations entre de telles aberrations et le développement d'instincts exclavagistes de Fourmis, conduisant à la formation d'espèces sociales entièrement parasites qui finissent par ne pouvoir se maintenir que grâce à la bonne volonté d'une espèce qui se prête à l'esclavage (*Anergates atratulus* dont l'espèce ne comporte plus d'ouvrières, et dont la femelle, adoptée chez des *Tetramorium*, stérilise la colonie de ses hôtes).

La régulation sociale devient nécessaire aux comportements individuels dans ces sociétés très évoluées, dont les membres se montrent incapables de vivre en dehors de leur groupe, les patterns instinctifs exigeant l'intervention d'incitations provenant du groupe.

Il y a là un terme d'évolution, comme on le constate en suivant une série d'espèces à socialisation progressive, chez les Guêpes, — dont les colonies des espèces les plus développées n'ont pour la plupart qu'une existence annuelle —, et surtout chez les Apiaires, où l'on passe des formes solitaires à des formes de plus en plus socialisées, en particulier chez divers Allodapes, divers Halictes, des Bourdons, jusqu'aux Mélipones qui, les premières dans la série assurent la pérennité d'immenses colonies.

La socialisation a entraîné incontestablement un supplément de progrès évolutif chez certaines espèces d'Insectes, et particulièrement d'Hyménoptères.

Chez les Vertébrés les formes élémentaires de bandes, troupeaux, peuplades, groupements divers, ne se caractérisent guère que par des communautés de défense, avec des guetteurs éventuels, ou parfois d'attaque (bandes de Loups, d'Orques attaquant les Baleines), et exceptionnellement de coopération constructive (barrages de Castors). Mais il n'y a pas de progrès évolutif bien net par rapport aux capacités d'individus isolés, et la socialisation rudimen-

taire laisse toutes leurs possibilités aux individus isolés. Ce n'est que la socialisation humaine qui s'est manifestée comme un facteur de progrès, cette fois absolument essentiel.

L'Homme civilisé, que nous sommes tout naturellement conduit à envisager, manifeste évidemment une supériorité si considérable sur les Anthropoïdes qu'il paraît y avoir un véritable fossé qui le sépare de ceux-ci dans le cycle évolutif. Mais, en réalité, le niveau biologique de l'*Homo sapiens*, avec le grand développement de son cerveau, se relie à celui du Gorille et du Chimpanzé, d'après les données que nous pouvons avoir des modes de vie des premiers hommes et d'après les volumes crâniens des préhominidés : Pithécanthropes, Africanthropes, Sinanthropes, ont des capacités qui s'étendent de 850 à 1.220 cc contre 600 environ chez le Gorille, 1.450 chez les Néanderthaliens, 1.560 chez le Parisien moyen.

Un développement des organisations sociales s'est traduit par une évolution de civilisations très diverses, avec des arrêts, des régressions, mais une tendance actuelle à une généralisation portant sur l'humanité entière des conquêtes d'une longue série de générations ; et d'autre part la marche, qui sur le terrain des adaptations se marque par la maîtrise du monde extérieur, manifeste une étonnante accélération progressive. Les capacités de coordination d'activités multiples de plus en plus efficientes du fait de leur spécialisation, les moyens toujours accrus de communication, les possibilités d'accumulation des données d'expérience, individuellement et collectivement, par le développement du symbolisme, en particulier au moyen du langage, et de leur transmission à travers le défilé des générations, ont fourni les bases d'un progrès que l'on veut croire indéfini, si certains facteurs d'antagonisme n'entraînent pas des catastrophes irrémédiables. Mais, si une telle catastrophe ne laissait survivre que quelques jeunes individus humains isolés, quel niveau pourrait-il être maintenu?

Autant certains faits montrent bien que de jeunes enfants appartenant à des races de niveau particulièrement arriéré peuvent, en s'intégrant assez tôt dans nos Sociétés, atteindre des niveaux élevés de civilisation (1), autant l'exemple de jeunes enfants élevés par des animaux peu après la naissance, par des Louves en particulier, et trop animalisés ensuite pour s'intégrer entièrement dans nos sociétés civilisées et s'élever à leur niveau (2) établit le rôle essentiel du milieu social sur les capacités intellectuelles, conditionnées par un développement de l'appareil cérébral qui s'effectue essentiellement dans les sept ou huit premières années et a besoin de toutes sortes d'incitations et de transmissions éducatives précoces.

(1) L'exemple le plus frappant est celui d'une fillette d'environ deux ans, abandonnée par une horde de Guayakis, de la civilisation du miel, une des plus arriérées connues, au Paraguay, ces Indiens qui ne se laissent pas approcher : élevée par la mère de l'ethnographe Vellard, elle est devenue la collaboratrice de celui-ci, parlant plusieurs langues.

(2) La fillette de huit ans trouvée dans la tannière d'une louve par un pasteur dans l'Inde, et qui vécut jusqu'à 17 ans n'avait réussi à apprendre que moins de 50 mots après 7 ans d'éducation.

Une jeune Guêpe femelle survivant en automne quand un délire de massacre entraîne l'extermination annuelle de la colonie, à l'approche de l'hiver, saura reconstituer entièrement une colonie nouvelle et, dès l'éclosion, mâles, femelles, ouvrières, joueront d'emblée le rôle qui leur incombe dans la collectivité, grâce à une transmission, assurée par les gènes, d'instincts héréditaires. La fragilité est bien moindre des sociétés d'Insectes que des Sociétés Humaines dont certaines, dont nous trouvons des traces, ont entièrement disparu.

Biologiquement, l'évolution qui a conduit à la formation de l'*Homo sapiens* s'en est tenue là, et il est douteux qu'un développement cérébral supérieur soit compatible avec un équilibre vital (1).

CONCLUSION

L'évolution du comportement, dans ses grandes lignes, se marque par le progrès, d'une part de capacités adaptatives fondées sur des conditionnements au cours de la vie individuelle des organismes, d'autre part, de mécanismes organiquement préparés, héréditairement transmis, qui se montrent de plus en plus complexes et de mieux en mieux adaptés. Il y a concurrence entre ces deux possibilités qui reposent l'une et l'autre sur un appareil spécial, le système nerveux.

Chez les Insectes, qui arrivent aux formes les plus élevées du comportement instinctif, la marge d'adaptation individuelle est assez réduite, mais les activités ont d'emblée une perfection à peu près entière.

Dans la ligne des Vertébrés, chez les Anthropoïdes et l'Homme, aux capacités les plus élevées d'utilisation de l'expérience, corrélatives d'une longue période d'apprentissage, dite d'enfance, se joint en revanche une extrême pauvreté de mécanismes automatiques.

Le progrès maximum des activités instinctives se réalise dans les organisations sociales d'Insectes, où intervient une régulation propre qui s'inscrit dans les instincts eux-mêmes et jusque dans les organismes, et qui ne laisse aucune indépendance aux individus, avec des spécialisations de comportement liées à des différenciations organiques (castes) ou à une évolution organique au cours de l'âge (Abeilles).

C'est dans la Société humaine que des progrès pratiquement indéfinis peuvent se réaliser par une accumulation constante de toutes les acquisitions individuelles non seulement actuelles mais passées. Les individus peuvent dès lors acquérir personnellement une certaine indépendance vis-à-vis de la Société, à partir, tout au moins, d'un certain stade de développement. Mais la fragilité des progrès inscrits dans les archives sociales tient à ce que la destruction éventuelle de ces archives priverait les générations nouvelles, formées d'organismes en développement, du bénéfice des accumulations séculaires.

(1) On a déjà signalé l'obligation d'opérations césariennes pour la délivrance en cas d'un accroissement notable du crâne du fœtus.

DISCUSSION

J. B. S. HALDANE. — Je crois que la supériorité de l'Homme est surtout dans le domaine du contrôle et non dans celui de l'information. On peut mesurer la précision dans ces deux domaines par les méthodes de la cybernétique. Je crois qu'un Lapin qui voit reçoit plus d'information qu'un homme aveugle. Mais il a beaucoup moins de possibilités d'agir. Si je distingue 64 couleurs, j'ai 6 unités cybernétiques d'informations. Si j'en distingue 1024, j'ai 10 unités en général pour n couleurs, j'ai $\frac{\log n}{\log 2}$. Si dans un temps donné, j'ai n possibilités d'action, le calcul est semblable. Eh bien une bonne dactylographe émet à peu près 50 unités cybernétiques de contrôle par seconde, c'est-à-dire qu'elle a la possibilité de 2^{50} ou 10^{15} ou 80^{8} « patterns » d'action en choisissant 8 fois par seconde entre 80 signes. Un calcul semblable est possible pour une gamme continue d'actions. Un musicien peut, peut-être, émettre 100 unités par seconde, mais non pas mille. Je crois que c'est par cette méthode que l'on arrivera à quantifier la supériorité humaine.

Je crois que M. Piéron a poussé un peu trop loin le dualisme des voies évolutives du psychisme. C'est surtout chez les Hyménoptères supérieurs, y compris les Abeilles, que l'on trouve des mémoires individuelles tant temporelles que spatiales très bien développées. On pourrait dire que ces animaux sont en train d'évoluer vers une plasticité du comportement tel qu'on le trouve chez certains Vertébrés. Je crois que l'évolution psychique des Hyménoptères est encore en marche. Il paraît que le langage des Abeilles n'existe pas chez d'autres espèces du genre *Apis*, et chez d'autres Apidae. Il est donc probable que cette évolution a duré pendant dix millions d'années environ.

Selon moi, une Abeille qui pique un autre Arthropode ne se suicide pas en général. Dans la peau d'un Vertébré, l'aiguille reste accrochée et la vessie de poison se vide par des contractions successives, même arrachée. Je crois que cette histoire de suicide inévitable est un peu romantique; mais je suis prêt à soumettre cette question à l'arbitrage du Professeur von Frisch.

H. PIÉRON. — L'idée de M. Haldane d'établir une mesure d'une capacité de contrôle en employant les mêmes unités que pour la mesure de l'information, les « bits » me paraît fort intéressante, mais de réalisation difficile. En ce qui concerne les deux embranchements dans l'évolution du comportement, on ne peut évidemment pas les opposer de façon absolue.

K. LORENZ. — Ich habe selten einem Vortrag mit so widerspruchslosem Einverständnis zugehört wie dem von H. Prof. Piéron. Ich stimme ihm auch zu, dass die höhere Differenzierung komplizierter Instinktbewegungen auf der einen Seite und von plastischem, zweckgerichtetem Verhalten, an dem nur das Endziel festgelegt ist, auf der anderen Seite, zwei divergenten Entwicklungsrichtungen entsprechen, die einander in höherer Ausbildung bis zu einem gewissen Grade ausschliessen. Ich zweifle hingegen etwas daran, ob man ohne weiteres die Arthropoden als Repräsentanten der einen und die Vertebraten als die der anderen Richtung hinstellen kann. Die Verhaltensanalysen von Prof. Schneirla haben uns gezeigt, welche enorme Regulationsfähigkeit dem Verhalten der Treiberameisen (army ants) zukommt und ähnliches ist ja durch Prof. v. Frisch von den Bienen längst bekannt. Obwohl gewisse Intelligenz- und Lernleistungen von Vögeln über die entsprechenden Funktionen von Insekten weit hinausgehen, sind viele ihrer Instinktbewegungsketten viel starrer und weniger adaptiv als die der genannten Insekten.

Schliesslich glaube ich doch, ehrlich gestehen zu sollen, dass ich an die ganze Geschichte von den Wolfskindern nicht glaube und zwar nach dem Prinzip des Sprichwortes: Wer einmal lügt, dem glaubt man nicht und wenn er auch die Wahrheit spricht. Das Buch von Zingg u. Singh enthält eine Reihe von Angaben, die einfach nicht wahr sein können, z. B. dass die Wolfskinder grünleuchtende Augen gehabt haben sollen wie Raubtiere. Ganz abgesehen davon, dass die Verhaltensweisen des Kleinkindes ihm nicht ermöglichen, die Milchquelle activ aufzusuchen, die Wölfin aber keine Verhaltensweisen besitzt um sich ein Kind an die Brust zu legen, glaube ich schon aus ernährungsphysiologischen Gründen nicht an die Möglichkeit, dass eine Wölfin einen menschlichen Säugling aufziehen kann. Dieser müsste sich ja nach einer Säugezeit von 3 bis höchstens 4 Monaten von vorgewürgtem, halbverdautem und halbverfaultem Fleisch ernähren. Da der Säugling noch vor dem Alter, in dem er greift, zur Wölfin gekommen sein müsste, halte ich das für unmöglich.

H. PIÉRON. — Avec sa grande expérience des Oiseaux, M. Lorenz en est venu à les trouver moins capables d'adaptation que les Abeilles, enfermés qu'ils seraient dans un pattern squelettique rigide des comportements. Il me semble que, pour certains Oiseaux au moins, il existe des comportements intelligents que l'on ne pourrait observer chez des Abeilles, individuellement.

En ce qui concerne les enfants-loups, je n'ai pas de documents personnels pour discuter la question. Mais je ne puis considérer les faits comme impossibles, tout au moins pour les Loups de l'Inde, moins sauvages que ceux d'Europe. Les cas signalés sont assez nombreux mais beaucoup moins étudiés que ceux d'Amala et Kamala.

M. KLEIN. — Je voudrais exprimer à M. Piéron toute ma déférente admiration pour son rapport. Je l'avais déjà lu avec le plus grand intérêt et je viens d'en entendre, avec le plus vif plaisir, l'exposé oral auquel M. Piéron a ajouté des notions si fécondes et des vocables si frappants qu'il devrait les consigner dans la version finale qui sera imprimée. Les termes suivants m'ont particulièrement intéressé et satisfait : conditionnement anticipé, plasticité adaptative, capacité adaptative. Ils nous rapprochent de « l'idée directrice » de Claude Bernard mais aussi de certaines notions qui forment la trame de l'œuvre de

Goldstein que M. Piéron a cru devoir critiquer dans son exposé, il y a deux ans. Je suis mille fois d'accord avec M. Piéron quand il dit que « le social s'inscrit dans l'organique », mais j'irai encore plus loin que lui, le social s'inscrit comme le dit M. Piéron, dans le système, mais aussi dans le système endocrinien et jusque dans le biotype. Ainsi que le dit M. Piéron, « l'enfant est un candidat à l'humanité », formule extrêmement féconde. La capacité d'adaptation est un caractère de certains âges définis mais elle ne s'épuise certes pas entièrement avec l'âge. Enfin, la phrase finale de M. Piéron « nous ne pouvons comprendre le comportement que par l'esprit physiologique » trace la ligne de conduite au biologiste faisant des investigations sur le comportement.

A M. Lorentz, je répondrai que les arguments qu'il invoque contre les publications sur les enfants Amala et Kamala de Arnold Gesell ne me paraissent pas convaincants, en particulier en ce qui concerne la période de lactation éventuelle. Nous sommes en effet fort mal fixés sur les fonctions qui déterminent la fin de la sécrétion mammaire. D'autre part, il faut rappeler qu'Arnold Gesell est un pédiatre de réputation mondiale, dont les travaux sur le développement du comportement de l'enfant jouissent d'une autorité exceptionnelle. Enfin, le livre de Gesell contient des photographies qui ne peuvent être truquées. A propos de cette discussion, je me permets de rappeler l'histoire de la dent d'or contenue dans l'Histoire des Oracles de Fontenelle, histoire classique invoquée aussi par Cl. Bernard et qui prend tout son sens ici (suivra la copie intégrale du passage très court de Fontenelle).

Histoire de la dent d'or, extraite de Fontenelle, *Histoire des Oracles*, version en français moderne contenue dans la monographie de Louis Maigron. — *Fontenelle, l'Homme, l'Œuvre, l'Influence*, Plon édit. Paris, 1906, Page 267 :

« En 1593, le bruit courut que, les dents étant tombées à un enfant de Silésie âgé de sept ans, il lui en était venu une d'or à la place d'une de ses grosses dents. Horstius, professeur en médecine dans l'Université de Helmstad, écrivit, en 1795, l'histoire de cette dent, et prétendit qu'elle était en partie naturelle, en partie miraculeuse, et qu'elle avait été envoyée de Dieu à cet enfant, pour consoler les chrétiens affligés par les Turcs. Figurez-vous quelle consolation, et quel rapport de cette dent aux chrétiens, ni aux Turcs. En la même année, afin que cette dent d'or ne manquât pas d'historiens, Rullandus en écrit encore l'histoire. Deux ans après, Ingolsteterus, autre savant, écrit contre le sentiment que Rullandus avait de la dent d'or, et Rullandus fait aussitôt une belle et docte réplique. Un autre grand homme, nommé Libavius, ramasse tout ce qui avait été dit de la dent, et y ajoute son sentiment particulier. Il ne manquait autre chose à tant de beaux ouvrages, sinon qu'il fût vrai que la dent était d'or. Quand un orfèvre l'eut examiné, il se trouva que c'était une feuille d'or appliquée à la dent avec beaucoup d'adresse; mais on commença par faire des livres, et puis on consulta l'orfèvre. »

H. PIÉRON. — M. Klein a interprété des critiques que j'ai adressées à Goldstein comme portant sur le conditionnement d'anticipation et la plasticité adaptative, en désaccord avec mon point de vue le Rapport. Il y a là un malentendu, car ce que je combats chez Goldstein, c'est son totalitarisme opposé à tout effort d'analyse, à toutes les règles de la méthode de Claude Bernard, et qui conduit à des confusions et à des erreurs.

J'enregistre avec beaucoup d'intérêt la notion de l'inscription du social dans les équilibres endocriniens.

C. RICHTER. — One of the points Professor Piéron has emphasized is the even progression in the course of evolution, of the gain in weight of the brain with relation to body weight. I should like to ask him about an apparent exception: although I cannot document this, it is my impression that the cephalic index of the Spider monkey is much higher than that of other Monkeys, actually as high as that of Apes.

If I have understood another of Professor Piéron's theses correctly, he has postulated a close correlation between an animal's curiosity, the extent of contact whith its environment, and its place in the evolutionary scale.

While not doubting the correctness of this general hypothesis, again I think of what appears to me to be a notable exception — the Sloth. I have become quite well acquainted with this extraordinary animal both the two and three-toed varieties, through three summers experience with them in Panama — in the jungles as well as the Barro Colorado Laboratory, and several years work with them in my laboratory in Baltimore. Altogether I have worked with at least a hundred of these fascinating animals, especially for studies on the nervous system. In one study we were interested to learn what would happen to the Sloth's posture after decerebration. Would it, like the Cat and Dog, show extensor rigidity? As a matter of fact, after decerebration it showed flexor rigidity, thus establishing the principle that normal posture closely resembles the decerebrate position, and suggesting that posture is basically determined at a lower level than the cortex. (Richter, C. P. and L. H. Bartemeir : Decerebrate Rigidity of the Sloth. Brain 49 : 207, 1926.)

Now to return to Professor Piéron's statement. The evidence at hand indicates to me that the Sloth has survived not because of curiosity, the seeking of more contact with its environment, but rather the opposite. It seems to have no curiosity and its contact with the environment and with other animals is minimal : I have never seen it show an interest in anything except food : It appears to want to be strictly alone.

The Sloth has become ideally adapted to this type of negative existence. In its natural habitat it lives near the tops of trees, or near the ends of branches — far out of the traffic of the jungle. Its only molestation comes from the harpy Eagle that spots it from above. Owing to its slow movements and to its camouflaging — it moves through the jungle almost unnoticed. The camouflage depends on the presence of algae on the fluted hairs. In the wet season when the jungle is green, the sloth is green; in the dry season when everything is brown it too is brown. Because of the peculiar conformation of the blood vessels of the extremities, the Sloth is able to hang for long periods without moving. (Wislocki, G. B. and W. L. Straus, Jr. : On the Blood Vascular Bundles in the Limbs of Certain Edentates and Lemurs. Bull. Mus. Comp. Zool. 74 : 1-15, 1932.) Furthermore, its dietary needs are so restricted that it can live off the leaves and buds of one tree — the Cecropia — a common tree in the Central American jungle. Needing only small amounts of water, its requirements are apparently met by the morning dew on the leaves.

The Sloth is, moreover, strangely asocial, even with its own kind. In the

jungle I have never seen two sloths together, with the exception of a mother and baby; nor have I seen them even in adjoining trees. In laboratory cages I have never seen any signs of recognition between them — any more than when they respond to an inanimate object. The sexual need is also very limited: so far as I know no one has ever observed copulation or even courting among Sloths. That copulation does take place is known only by implication — through the presence of baby sloths. At least in the three-toed species, the male is even more inactive than the female. Thus, it is marked by a conspicuously colored area on the upper portion of the back, which is not present in the female. This suggests that the male remains stationary and that the female goes to him.

In contrast with its general unresponsiveness, the sloth has a highly developed tactile sense, responding to even the slightest stimulation of a single hair. Furthermore, surprisingly it has a quite highly developed brain, comparable with that of a cat or dog. In other words, the selection of this type of life — offering as it does, so much opportunity for uninterrupted contemplation — may be a sign of superior brain power or more highly developed brain rather than the opposite.

H. PIÉRON. — Les comportements des Bradypes, caractérisés par leur extrême lenteur, que j'ai eu occasionnellement la possibilité d'observer au Brésil, posent de très intéressants problèmes, en relation avec leur développement cérébral. La basse température interne de ces animaux ne joue-t-elle pas un rôle dans le rythme lent de l'activité, assez différent d'ailleurs d'une forme d'activité à une autre.

K. VON FRISCH. — Was die Faultiere betrifft, so kann man nur ihre Tätigkeit beobachten und nicht ihre Gedanken. Vielleicht sind sie grosse Philosophen. Aber die vergleichende Betrachtung der Gehirne wird noch zuverlässigere Ergebnisse bringen, wenn man eine Methode findet, nicht nur das Gewicht, sondern auch die Struktur des Hirnes beim Vergleich zu berücksichtigen.

In der Entwicklung von gewissen Sinnesleistungen haben es manche Tiere viel weiter gebracht als der Mensch. Spinnen sind uns in den Leistungen des Tastsinnes wohl ebensosehr überlegen, wie wir ihnen in den Leistungen des Gesichtssinnes überlegen sind. Dass der Gehörsinn mancher Fische auf ähnlicher Höhe steht wie beim Menschen, bringt uns zu Bewusstsein, dass es weniger darauf ankommt, was ein Sinnesorgan leistet, als was das zentrale Nervensystem damit anzufangen weiss. Prof. Piéron hat vollkommen recht, wenn er sagt, dass es dringend nötig wäre, die Leistungen der Zentren bei Insekten näher zu studieren. In unserem Institut hat Dr. Huber, ein Schüler von Prof. Jacobs, mit solchen Untersuchungen bei Orthopteren begonnen. Es ist ihm gelungen, von bestimmten Stellen des Zentralnervensystems aus durch lokalisierte Reize bestimmte Teilhandlungen instinktiver Verhaltensweisen auszulösen. Besonders interessant scheint mir, dass er von den pilzförmigen

Körpern aus ganze Handlungsketten auslösen konnte, was die Meinung bestätigt, dass diese Gebilde übergeordnete nervöse Zentren darstellen.

Die Schockwirkung von Giftstoffen ist für Pflanzenfresser sicher von grosser biologischer Bedeutung. Ich habe nur nie verstehen können, woher eine Kuh weiss, welche von den gefressenen Pflanzen an ihren Magenschmerzen Schuld war. Denn sie frisst doch auf der Weide viele verschiedene Pflanzenarten gleichzeitig.

Was die Selbstverstümmelung der Bienen betrifft, so verlieren sie ihren Stachel nicht, wenn sie andere Insekten stechen, sondern nur beim Stich in die elastische Haut von Wirbeltieren. Aber auch das hat einen puten Sinn, da Giftblase und Nervenknoten mit dem abgerissenen Stachel in Verbindung bleiben, sodass dieser noch eine ganze Weile weiter Gift in die Wunde pumpt.

H. PIÉRON. — Le Professeur Von Frisch a attribué aux Araignées une supériorité sur l'Homme en matière de sensibilité tactile. Je l'admettrai volontiers. J'ai dit que le mode de sensibilité ne présentait pas dans l'échelle animale de variations très importantes, mais il n'y a pas de doute que l'Homme n'a pas à cet égard de supériorité générale.

L'audition des Poissons, si bien étudiée par M. von Frisch et ses élèves, joue certainement un rôle plus important qu'on ne l'avait admis autrefois.

Le conditionnement de choc doit pouvoir contribuer à la capacité des herbivores d'éviter les plantes toxiques. J'ai appris avec intérêt que, comme le pensait M. Haldane, l'Abeille ne perd pas son aiguillon, avec la conséquence mortelle, quand elle pique des Vertébrés.

Enfin, j'ai eu grand plaisir à connaître le début des recherches de physiologie sur les corps pédonculés des Abeilles.

O. KOEHLER. — Zu Prof. Richter: Eine soziale Handlung der Faultiere ist gemeinsame Kotablage, wie Krieg (Z. Tierpsychol. 2, 291) beobachtet hat.

Zu v. Frisch: In seiner Untersuchung über Warnwirkung auffälliger Farbungen bei schlechtschmeckenden Tieren beschreibt Windecker (Z. Morph. Oekol. d. Tiere 35, 1939, 124 f) folgenden Modellversuch: Er machte Mehlkäferlarven durch Aufmalen gelber Ringe *Euchelia*-Raupen ähnlich, die nachweislich widrig schmecken. Natürliche und bemalte Mehlwürmer bepinselte er mit Brechweinstein; das konnten unerfahrene Kücken nicht schmecken, aber sie mussten sich danach erbrechen. Sie verweigerten *Euchelia*-Raupen nach durchschnittlich 1,2 Angriffen, geringelte Mehlwürmer nach 3,2 und normalfarbige nach 9,9 Angriffen. Das optisch wespenähnliche Merkmal erleicherte den Kücken das Lernen, etwas zu vermeiden, was zwar gut schmeckt, aber « nach einigen Minuten » Übelkeit hervorruft.

Zu Prof. Piéron: Die Wolfskinder sollten endlich aus der wissenschaftlichen Literatur verschwinden. In meinem ausfuhrlichen Referat (Z. Tierpsychol. 7, 148-160) habe ich das Buch von Singh und Zingg sowie die darauf fussende Belletristik von Arnold Gesell kritisiert und, wie ich mich zu erinnern glaube, auch erwähnt, dass beide Autoren entscheidende Fragen, die

ihnen auf meine Bitte die hochangesehene Ornithologin Mrs. Margaret Morse Nice brieflich vorlegte, unbeantwortet liessen. Der Anthropologe Zingg zählt in seinem Buch Wolf-Children and feral men 36 Fälle auf, darunter Kaspar Hauser, die 8 wilden Männer Linnés (*Homo ferus* Linné ») sowie die von Singh als Wolfskinder bezeichneten Kinder Kamala und Amala aus Singhs Waisenhaus. Ich bestreite natürlich nicht, dass Kamala und Amala dort gelebt haben, wohl aber bestreite ich die völlig unmögliche Fundgeschichte (12 m hoher leerer Termitenhügel im Dschungel von 3 erwachsenen Wölfen, 2 Wolfsjungen und den 2 Kindern bewohnt). Zwei Engländer als Zeugen sind unauffindbar. Die Protokolle Singhs sind nachweislich lange Jahre nach dem angeblichen Funde geschrieben.

Die Darstellung ist in allen anthropologischen und allen ethologischen Dingen unbeschreiblich laienhaft. Der Verfasser kennt weder Wölfe und ihr Verhalten, noch hat er auch nur elementares medizinisch-anthropologisches Wissen. Völlig naiv nimmt er an, die Kinder hätten den Wölfen nicht nur Verhalten, sondern auch körperliche Baumerkmale nachgeahmt (Reisszähne, Augenleuchten, grünes tapetum cellulosum, nächtliches Wolfsgeheul, Aasfressen, schlappendes Trinken mit löffelndes Zunge usw. usw.). Schon vor 180 Jahren hat der Anatom und Anthropologe Blumenbach sehr richtig gesagt: Ich glaube kein Wort von Wolfskindern ». Eines der indischen Wolfskinder reisst einem Besucher die Zigarre aus dem Mund raucht sie weiter usw. Von all den 36 Fällen scheint Kaspar Hauser der intelligenteste gewesen zu sein. Aber in allen Fällen ist die Vorgeschichte völlig dunkel und der Bericht über die beobachtete Lebenszeit der Fälle ist überall laienhaft und unauswertbar. Vor allem in Indien ist der Volksglaube an Wolfs- und andere Tierkinder lebending. Von Zeit zu Zeit kommt immer wieder etwas davon in die Weltpresse und macht dort die Runde, so wie seinerzeit das Ungeheuer von Lochness, die zahlensprechenden klugen Pferde und Hunde, die Seeschlangen usw. usw.

J. BENOIT. — Je veux moi-même exprimer mon admiration pour le magnifique rapport de M. Piéron. Il nous a brossé une très belle fresque de l'évolution phylogénique du comportement, où nous avons pu apprécier des conceptions originales, des faits significatifs, des formules lapidaires. Étant donné la qualité rare de cet exposé oral, je pense, comme mon ami Klein et certainement comme tous nos collègues ici présents, qu'il serait très souhaitable que M. Piéron veuille bien augmenter son rapport écrit de ce qu'il nous a donné en supplément dans son exposé oral.

J'argumenterai sur deux points : en ce qui concerne la réaction anticipatrice d'anoxie de l'Actinie ne pourrait-on pas se représenter que, lorsque l'eau de mer se calme, et bien que sa teneur en oxygène ne diminue pas, il doit y avoir au niveau de l'Actinie une diminution de la concentration en oxygène par le simple fait que l'eau, calmée, ne se renouvelle pas?

La période qui, chez l'enfant, entre 2 et 8 ans, est spécialement favorable à l'acquisition du langage, semble être particulièrement importante à divers points de vue. Du point de vue ontogénétique, le fonctionnement du système nerveux favoriserait le développement de sa structure : nouvelle confirmation de ces rapports intimes entre la structure et la fonction qui sont comme l'avers et l'envers d'une même médaille, les deux faces d'un même plan, les deux aspects d'une même entité. Sur le plan morphologique, quels phénomènes peuvent se passer dans le tissu nerveux au cours de la période envisagée? Augmentation du nombre des prolongements nerveux, donc des synapses? Qualité meilleure de ces synapses du fait de leur fonctionnement plus intense au cours de leur développement? Ces questions, importantes du point de vue de la biologie générale, le sont aussi sur le plan de la pédagogie et de la sociologie? Sait-on si la nature et la qualité des méthodes d'éducation et d'instruction interviennent et dans quelle mesure, au cours de cette période de 2 à 8 ans dans la qualité et l'orientation de l'esprit de l'enfant « candidat à l'humanité », selon l'heureuse expression de M. Piéron? Sur le plan sociologique, on ne peut évoquer sans crainte les possibilités que réserve peut-être une formation spéciale de jeunes esprits, les orientant vers des modes de pensée qui risquent de dévier, peut-être d'une manière irréversible, leur manière de juger, de raisonner et d'agir.

H. PIÉRON. — M. Benoit a bien voulu me faire remarquer qu'en eau calmée, la teneur en oxygène est amoindrie au contact d'une Actinie, ce qui pourrait expliquer sa fermeture. Toutefois dans des mares de bas niveaux, isolées seulement pendant peu de temps aux basses mers j'ai trouvé des *Actinia equina* qui restaient ouvertes.

En ce qui concerne les relations entre les actions de milieu et le développement dentritique dans le cerveau des jeunes enfants, on manque entièrement encore de documents histologiques, bien difficiles à obtenir.

D. LERHMAN. — It is true, as Dr. Lorenz points out, that Insects may, under some circumstances, learn rather complex things quite rapidly. However, this does not necessarily weaken the force of Dr. Pieron's point that Insects and Mammals represent the high points of development in two different directions — one in the direction of extreme rigidity, the other in that of plasticity. The very learning of Insects is rigid compared to that of mammals. As Schneirla has pointed out, an Ant and a Rat may learn the same maze in the same number of trials. However, if we then change the maze slightly, after it has been learned, it quickly becomes apparent that the Ant and the Rat have not really learned the same thing. The Ant, in effect, has to learn the whole maze over again, while the Rat needs to make only a minor readjustment to the slightly changed situation. The specificity of segmentally-localized control and of specific receptor-effector connections in Insects contrasts sharply with the role of the mammalian neocortex as an organ which receives the inflow from all sensory modalities and organizes the outflow to the musculature.

The reactions of Insects and of Mammals to captivity further illuminates this problem. Insects in captivity are not notably different in their behavior

from wild insects, provided that the specific requirements for their maintenance are met. But, as pointed out by Hediger and by Nissen, Mammals in captivity may appear to have quite different « personalities » from the same species in the wild. Chimpanzees, for example, have different temperaments, and different learning abilities, in captivity than in the free state. Here again, the more plastic nature of the mammalian neural organization makes the animal more susceptible to pervasive effects of general environmental conditions.

H. PIÉRON. — M. Lehrman, dans la distinction de la plasticité des Insectes et celles des Vertébrés, en accord avec M. Schneirla, fait remarquer combien les Insectes sont peu modifiés en captivité, à la différence des Mammifères. La remarque est certainement très juste. Les niveaux du comportement des Mammifères vivant au contact de l'Homme sont certainement très influencés et en quelque sorte, socialisés.

D. MORRIS. — Professor Piéron has mentioned examples of animals which modified their behaviour as the result of a *single* experience. He has referred to this as insight learning. Kortlandt has observed the same type of learning in Cormorants in certain situations and has, I believe, called it: « Flash learning ». Whether or not we like this term of Kortlandts, I feel that it is preferable to the term « insight ». « Insight » » has been used as a term to describe a sudden change in behaviour which may occur *during* for example, a learning experiment. Instead of gradually improving, in its solution of a problem, an animal may suddenly show a sharp improvement, and this has been called « insight learning » but this is something different from a sharp change in behaviour after the *first* experience. As a matter of interest I have observed « flash learning » in a Fish (the Perch, *Perca fluviatilis*). One Perch was given a Stickleback as food for the first time in its life and the « shock » effect of the pricking from the spines of this prey fish resulted in the Perch refusing Sticklebacks for many days. It also refused other non-spiny fish, such as Minnows *(Phoxinus)* and even worms, but it would eat Crustacea. It seems that anything resembling, even vaguely, the Sticklebacks was avoided, after the one experience, but that the Crustacea were sufficiently dissimilar to be accepted.

H. PIÉRON. — Les intéressantes observations de M. Morris sont en faveur de la généralisation des possibilités de conditionnement ou de « learning » immédiat. Mais je pense qu'il y a toujours lieu de distinguer les cas d'« insight » impliquant une compréhension d'une certaine relation, et ce que j'appelle des effets de chocs, où le déclenchement d'une forte réaction émotionnelle intervient pour fixer le lien associatif.

---

from wild insects, provided that the specific requirements for their maintenance are met. But, as pointed out by Hediger and by Nissen, Mammals in captivity may appear to have quite different « personalities » from the same species in the wild. Chimpanzees, for example, have different temperaments, and different learning abilities, in captivity than in the free state. Here again, the more plastic nature of the mammalian neural organization makes the animal more susceptible to pervasive effects of general environmental conditions.

H. PIÉRON. — M. Lehrman, dans la distinction de la plasticité des Insectes et celles des Vertébrés, en accord avec M. Schneirla, fait remarquer combien les Insectes sont peu modifiés en captivité, à la différence des Mammifères. La remarque est certainement très juste. Les niveaux du comportement des Mammifères vivant au contact de l'Homme sont certainement très influencés et en quelque sorte, socialisés.

D. MORRIS. — Professor Piéron has mentioned examples of animals which modified their behaviour as the result of a *single* experience. He has referred to this as insight learning. Kortlandt has observed the same type of learning in Cormorants in certain situations and has, I believe, called it: « Flash learning ». Whether or not we like this term of Kortlandts, I feel that it is preferable to the term « insight ». « Insight » » has been used as a term to describe a sudden change in behaviour which may occur *during* for example, a learning experiment. Instead of gradually improving, in its solution of a problem, an animal may suddenly show a sharp improvement, and this has been called « insight learning » but this is something different from a sharp change in behaviour after the *first* experience. As a matter of interest I have observed « flash learning » in a Fish (the Perch, *Perca fluviatilis*). One Perch was given a Stickleback as food for the first time in its life and the « shock » effect of the pricking from the spines of this prey fish resulted in the Perch refusing Sticklebacks for many days. It also refused other non-spiny fish, such as Minnows *(Phoxinus)* and even worms, but it would eat Crustacea. It seems that anything resembling, even vaguely, the Sticklebacks was avoided, after the one experience, but that the Crustacea were sufficiently dissimilar to be accepted.

H. PIÉRON. — Les intéressantes observations de M. Morris sont en faveur de la généralisation des possibilités de conditionnement ou de « learning » immédiat. Mais je pense qu'il y a toujours lieu de distinguer les cas d'« insight » impliquant une compréhension d'une certaine relation, et ce que j'appelle des effets de chocs, où le déclenchement d'une forte réaction émotionnelle intervient pour fixer le lien associatif.

XXI

INTERPRÉTATIONS DE LA THÉORIE PSYCHANALYTIQUE DE L'INSTINCT

par

M.-P. BÉNASSY

(Paris)

INTRODUCTION

La théorie psychanalytique des instincts, son insertion dans la théorie générale, sa signification, sont bien moins connues dans leur détail qu'on ne le croit souvent.

La psychanalyse a été pendant de longues années l'œuvre de Freud seul. Même lorsqu'il est devenu chef d'école, sa puissante personnalité a modelé et modèle encore à travers ses écrits la pensée des psychanalystes. Et lorsqu'il s'agit pour moi d'exposer certains points de la théorie psychanalytique à des hommes de science, il me faut d'abord montrer en toute clarté le contraste entre Freud décrivant les instincts comme un poète et Freud affirmant la primauté de la science et de la méthode scientifique.

Voici comment Freud dans un des derniers écrits sorti de sa main, et d'ailleurs resté inachevé, l'*Abrégé de Psychanalyse* (1946) décrit sa théorie des instincts :

« Nous admettons que la vie psychique est la fonction d'un appareil auquel nous attribuons une étendue spatiale et que nous supposons formé de plusieurs parties.

« Nous donnons à la plus ancienne de ces provinces ou instances psychiques le nom de Ça ; son contenu comprend tout ce qui a été constitutionnellement déterminé, donc avant tout les pulsions émanées de l'organisation somatique et qui trouvent dans le Ça un premier mode d'expression psychique.

« Sous l'influence du monde extérieur réel qui nous environne, une fraction du Ça subit une évolution particulière. A partir de la couche corticale

originale pourvue d'organes aptes à percevoir les excitations ainsi qu'à se protéger contre elles, une organisation spéciale s'établit qui, dès lors, va servir d'intermédiaire entre le Ça et l'extérieur. C'est à cette fraction de notre psychisme que nous donnons le nom de Moi.

« Durant la longue période d'enfance qu'il traverse et pendant laquelle il dépend de ses parents, l'individu en cours d'évolution voit se former dans son Moi une instance particulière par laquelle se prolonge l'influence parentale, cette instance, c'est le Surmoi.

« La puissance du Ça traduit le but véritable de la vie organique de l'individu et tend à satisfaire les besoins innés de celui-ci. Le Ça ne sert ni à la conservation de la vie ni à une protection contre les dangers, ces dernières tâches incombant au Moi.

« Nous donnons aux forces qui agissent à l'arrière-plan des besoins impérieux du Ça et qui représentent dans le psychisme les exigences d'ordre somatique, le nom d'instincts. Bien que constituant la cause ultime de toute activité, ils sont, par nature, conservateurs. En effet, tout état auquel un être est un jour parvenu tend à se réinstaurer dès qu'il a été abandonné. Après de longues hésitations, nous avons résolu de n'admettre l'existence que de deux instincts fondamentaux : l'Éros et l'instinct de destruction. Le but de l'Éros est d'établir de toujours plus grandes unités afin de les conserver ; le but de l'autre instinct, au contraire, est de briser tous les rapports, donc de détruire toute chose. Il nous est permis de penser de l'instinct de destruction que son but final est de ramener ce qui vit à l'état inorganique et c'est pourquoi nous l'appelons instinct de mort.

« Il ne saurait être question de confiner chacun des deux instincts fondamentaux dans une quelconque des régions du psychisme, car on les rencontre nécessairement partout.

« Aussi longtemps que cet instinct agit intérieurement en tant qu'instinct de mort, il reste ineffectif et ne se manifeste à nous qu'au moment où, en tant qu'instinct de destruction, il se tourne vers l'extérieur et cette diversion semble indispensable à la conservation de l'individu, le système musculaire y trouvant son emploi.

« Il nous est ainsi permis de supposer que l'individu meurt de ses conflits internes, tandis que l'espèce, au contraire succombe après une lutte malheureuse contre le monde extérieur, lorsque ce dernier se modifie de telle façon que les adaptations acquises ne suffisent plus ».

Une telle théorie ainsi exprimée ne peut manquer d'apparaître au moins étrange sinon choquante à tous ceux qui s'efforcent de penser avec rigueur et de respecter les règles de la connaissance scientifique qui exige la vérification.

Et pourtant Freud a aussi écrit : « Une ferme croyance dans le strict déterminisme des événements mentaux a certainement joué un rôle dans le choix de cette technique (des associations libres) comme substitut de l'hypnose (1922) ».

Et surtout (1933) « en tant que science spécialisée, rameau de la psychologie abyssale ou psychologie de l'inconscient, l'analyse n'est nullement capable de créer une conception particulière du monde (Weltanschauung), elle doit se conformer à celle que lui offre la science. Mais déjà la conception scientifique de l'univers diffère sensiblement de celle que nous venons de définir. Elle admet bien, il est vrai, le principe d'unicité d'une explication du monde, mais comme s'il s'agissait d'un programme dont l'exécution serait remise à plus tard. Elle se distingue aussi par certains caractères négatifs en se limitant à ce qui est actuellement connaissable et en rejetant tous les éléments qui lui sont étrangers. Elle prétend que la connaissance de l'univers ne peut découler que d'un travail intellectuel, d'observations soigneusement contrôlées, de recherches rigoureuses, mais non d'une révélation, d'une intuition ou d'une divination. Ce concept fut, semble-t-il, bien près d'être généralement adopté aux siècles qui précédèrent le nôtre. Il était réservé à nos contemporains de soulever une présomptueuse objection en prétendant qu'un pareil concept est aussi mesquin que désespérant et qu'il ne tient compte ni des exigences de l'esprit ni des besoins de l'âme humaine.

« Or, cette objection ne saurait être trop énergiquement réfutée, elle est insoutenable, car l'esprit et l'âme peuvent devenir, aussi bien que toute chose étrangère à l'homme, objets d'investigation scientifique. La psychanalyse est particulièrement qualifiée pour être le porte-parole de la conception scientifique de l'univers ; qui oserait, en effet, lui reprocher de négliger le point de vue psychique dans le tableau du monde? N'est-ce pas la psychanalyse qui a transporté dans le domaine psychique les recherches scientifiques? Sans une semblable psychologie la science serait fort incomplète. Mais si l'on fait rentrer dans le cadre des sciences l'étude des fonctions intellectuelles et émotives de l'homme (et des animaux), on est cependant obligé de constater que l'ensemble de la science ne s'en trouve en rien modifié, qu'il ne jaillit nulle source nouvelle de la connaissance et qu'il n'apparaît aucune nouvelle méthode d'investigation. L'intuition, la divination, si elles existaient vraiment, seraient capables de nous ouvrir de nouveaux horizons, mais nous pouvons, sans hésiter, les ranger dans la catégorie des illusions et parmi les réalisations imaginaires d'un désir. On reconnaît facilement aussi que le besoin de se forger une conception du monde a une cause affective. La science observe que le psychisme humain témoigne de pareilles exigences et elle est prête à en rechercher l'origine, tout en n'ayant aucune raison de les considérer comme bien fondées. Ce faisant, elle a soin d'écarter de la science tout ce qui résulte d'une semblable exigence affective et qui n'est qu'illusion.

« Certes, nous ne prétendons pas qu'il faille dédaigneusement négliger ces désirs ou en mésestimer l'importance dans la vie humaine. Nous sommes tout prêts à reconnaître leur contribution aux réalisations artistiques, aux systèmes religieux et philosophiques, néanmoins, nous constatons qu'il serait illégitime et inopportun au premier chef de permettre qu'on transférât ces besoins sur le terrain de la connaissance scientifique. Si l'on agissait de la sorte, on ouvrirait les voies qui mènent à la psychose, — individuelle ou collective, — et l'on soustrairait aux tendances en question certaines aspirations précieuses toutes tournées vers la réalité où elles satisfont désirs et besoins.

« Du point de vue de la science, comment ici ne pas critiquer, rejeter et démentir? Il est inadmissible de prétendre que la science n'est que l'une des branches de l'activité psychique humaine et que la religion et la philosophie en sont d'autres, au moins aussi importantes, où la science n'a rien à voir. De cette façon, science, religion et philosophie auraient des droits égaux à la vérité et tout homme pourrait librement établir ses convictions et placer sa foi. C'est là une opinion jugée extrêmement élégante, large et dénuée de préjugés mesquins; malheureusement, elle s'avère insoutenable et c'est à elle qu'incombent tous les méfaits d'une représentation antiscientifique de l'univers, représentation dont elle se montre d'ailleurs, au point de vue pratique, l'équivalent. En effet, la vérité ne peut pas être tolérante, elle ne doit admettre ni compromis ni restrictions. La science considère comme siens tous les domaines où peut s'exercer l'activité humaine et devient inexorablement critique dès qu'une autre puissance tente d'en aliéner une partie ».

Il est incontestable qu'entre les années 1883 et 1897 Freud était un brillant neurologiste. Dans son livre sur l'aphasie il n'hésitait pas à s'attaquer à la doctrine des localisations anatomiques précises de Broca et de Wernicke pour proposer une théorie de localisations fonctionnelles plus souple, complétée par l'hypothèse d'*Hughlings Jackson* de la dissolution des capacités récemment acquises. Une de ses monographies sur les paralysies des enfants dont un résumé parut dans la *Revue Neurologique*, mérita ce jugement de Pierre Marie : « Cette monographie est sans conteste le travail le plus complet, le plus exact et le mieux pensé qui a paru jusqu'à présent sur la question si confuse et si peu connue des diplégies cérébrales infantiles ». Certes, comme le dit son biographe Ernest Jones (1953), Freud s'était montré un bon clinicien, un très adroit histologiste et un penseur, mais rien ne permettait de prévoir en lui un génie.

HISTORIQUE DE LA THÉORIE FREUDIENNE DES INSTINCTS

Il serait extrêmement instructif de montrer minutieusement en s'appuyant sur des textes, comment ce neurologiste brillant mais sage est devenu le maître des années 1920 à 1926 dont la pensée apparaît à certains comme presque irrationnelle, sans rien abandonner de lui-même.

En gros nous pouvons dire que Freud s'est trouvé en face d'une catégorie nouvelle de malades, les névrosés, qu'il s'est efforcé de les traiter avec les moyens dont on disposait à son époque et qu'il les a observés avec une minutie une rigueur et une liberté d'esprit je veux dire une absence de préjugés telle qu'il lui fallut avoir recours à des concepts entièrement nouveaux pour expliquer leur maladie, et modifier sa thérapeutique au fur et à mesure que ses explications s'affinaient.

THÉORIE GÉNÉRALE : LE CONFLIT

C'est encore dans un de ses écrits (1910) intitulé *Trouble visuel psychogène* qu'on trouve la meilleure et la plus concise exposition de la conception théorique à laquelle le conduit son sens clinique inégalable qui dès le début lui fit saisir l'importance du conflit mental chez le névrosé.

« La psychanalyse est une conception dynamique, qui réduit la vie mentale à une interaction de forces qui se poussent et s'empêchent réciproquement. Quand un groupe d'idées reste dans l'inconscient, la psychanalyse n'y voit pas une preuve d'une incapacité de synthèse constitutionnelle, apparaissant sous la forme de cette dissociation particulière, mais affirme que l'antagonisme actif de certains groupes d'idées a provoqué l'isolement d'un autre groupe dans l'inconscient. Le processus qu'impose un tel destin à un groupe donné est appelé refoulement par la psychanalyse, qui reconnaît en lui quelque chose d'analogue à un rejet raisonné en logique. La psychanalyse peut montrer que de tels refoulements jouent un rôle extraordinaire dans notre vie mentale, qu'ils échouent souvent dans les cas individuels, et que de tels échecs du refoulement sont la cause première de la formation des symptômes.

« Le mode de pensée de la psychanalyse, en face d'un trouble visuel hystérique qui apparaît comme une ségrégation d'avec la conscience d'idées liées à la vision nous contraint de supposer que ces idées sont venues en opposition avec d'autres idées plus puissantes (que nous attribuerons à notre conception du Moi dont la signification a varié). Mais comment une telle opposition, qui nécessite un tel refoulement peut-elle surgir entre le Moi et un seul groupe d'idées? Vous observerez que cette question n'aurait pu être posée avant l'avènement de la psychanalyse, car avant elle, on ne savait rien du conflit mental et du refoulement. Nos recherches nous permettent de répondre à cette question.

« Notre attention a été attirée par la signification des instincts dans la vie conceptuelle : nous avons appris que tout instinct cherche à s'exprimer en activant les idées qui sont en accord avec ses buts. Ces instincts ne sont pas toujours d'accord entre eux et il en résulte fréquemment un conflit d'intérêts; les contradictions dans les idées ne sont que l'expression d'un combat entre les divers instincts. Est d'une signification tout à fait particulière dans notre effort d'éclaircissement cette opposition indéniable entre les instincts qui servent les buts sexuels, qui cherchent le plaisir sexuel, et ceux qui tendent à la conservation de l'individu, les instincts du Moi. Scheller disait qu'on peut classer en « faim » et en « amour » tout instinct organique actif dans nos âmes. Nous avons suivi l'instinct sexuel depuis ses premières manifestations chez l'enfant jusqu'au moment où il atteint ce qu'on appelle sa forme normale et nous avons trouvé qu'il était composé de nombreux instincts composants qui ont leur racine dans les excitations d'un certain nombre de régions du corps. Nous avons vu clairement que ces instincts isolés doivent traverser

un processus complexe de croissance avant de pouvoir coopérer, effectivement, au but de la propagation (de l'espèce).

« La lumière projetée par la psychologie sur notre développement culturel montre que la culture est acquise au prix des Instincts sexuels composants, et que ceux-ci doivent subir des suppressions, restrictions,transmutations. Ils doivent être dirigés vers des buts plus élevés, afin que les réussites psychiques de la civilisation puissent avoir lieu... Nous avons pu reconnaître que les névroses viennent des multiples façons suivant lesquelles ces processus de transformation échouent en ce qui concerne les instincts sexuels composants ».

ÉVOLUTION DE LA THÉORIE DES INSTINCTS ET SA CRITIQUE

Après avoir fait entrevoir comment l'observation du conflit a mené Freud à sa théorie générale, voyons la place que tient dans cette théorie, celle des instincts. Ce n'est pas avant 1915 qu'après plusieurs ébauches, il la formule explicitement, dans l'article intitulé *Les instincts et leurs vicissitudes* (ou *Les pulsions et leur destin*, trad. Bonaparte et Berman).

Voici un résumé très court de la première partie de cet article. Je m'efforce d'y montrer d'une part, les critiques qu'on peut faire à certaines de ces conceptions, critiques qui sont de peu de poids si on traduit en langage de la psychologie moderne quelques-uns des termes employés par Freud, d'autre-part, comment les problèmes cliniques qui surgissent suivant les types de maladies envisagés (névroses de transfert, névroses narcissiques, masochisme) conduisent à des remaniements successifs de la théorie.

Freud établit les différences suivantes entre un stimulus et un instinct. Un instinct est un stimulus pour l'esprit. Une forte lumière frappant l'œil n'est pas un stimulus instinctuel, mais la sensation de gorge sèche en est un. Un stimulus d'origine instinctuelle ne vient pas du monde extérieur, mais du monde intérieur. Il a donc un effet différent sur l'esprit car des actions différentes sont nécessaires pour le faire disparaître. De plus un stimulus externe agit par un contact unique même s'il produit des effets cumulatifs. Un instinct au contraire n'agit jamais par contact momentané mais est toujours une force constante. Comme il s'attaque à l'organisme par le dedans il s'ensuit qu'on ne peut le fuir. Un terme meilleur pour stimulus d'origine instinctuelle serait besoin. Ce qui fait disparaître un besoin c'est la satisfaction.

Mais on remarque tout de suite que ce que Freud appelle instinct ou tendance, correspond exactement à ce qu'on appelle stimulus interne c'est-à-dire pratiquement à tous les stimulus qui empruntent la voie du système nerveux autonome, les stimuli de la vie végétative.

Freud insiste ensuite sur le fait que l'on apprend à distinguer entre les stimuli externes et les stimuli internes, entre le monde extérieur et le monde

(affectif) intérieur par le fait que l'on peut fuir les uns et qu'on ne peut fuir les autres.

Un tel instinct a une *intensité*, cette énergie est sa caractéristique car il est une forme d'activité (je dirais plutôt qu'il provoque une activité, cette activité étant la mesure de son intensité). Quand on parle d'instincts passifs, cela veut dire dont le but est passif (au sens grammatical).

Le *but* d'une tendance est sa satisfaction, mais quoi que ce soit toujours le but ultime, il y a différents chemins qui mènent à un même but. Une tendance peut donc avoir des buts plus proches ou intermédiaires qui peuvent se combiner ou s'interchanger. Quand un instinct a été inhibé dans son but, avant satisfaction, on peut supposer qu'il y a eu satisfaction partielle (ce qui semble bien douteux).

L'objet d'une tendance est ce grâce à quoi elle peut atteindre son but (satisfaction), c'est l'élément le plus variable, ce sont les circonstances qui lui donnent ce pouvoir de satisfaire la tendance. Un tel objet peut être une partie du corps du sujet. Cette faculté de déplacement joue un rôle considérable, un même objet peut satisfaire plusieurs instincts à la fois (confluence). Un attachement étroit à un objet s'appelle fixation ce qui met un terme à la mobilité de la tendance.

La *source* d'un instinct est le processus somatique d'où naît le stimulus qui sera représenté par un instinct dans la vie mentale. (En fait on constate a source et le résultat, le reste est inféré).

Ces détails s'appliquent surtout à la tendance sexuelle. Pour Freud les différents instincts ne sont pas qualitativement différents mais seulement quantitativement, ce qui revient à dire qu'ils doivent leur qualité à leurs intensités et à leurs objets, non à leurs sources.

Mais une telle conception des instincts devra évoluer au fur et à mesure que la psychanalyse s'adressera à des types différents de malades.

1° *Névroses de transfert.*

Tant qu'il s'agit d'hystériques et d'obsessionnels, il suffit de grouper les instincts en deux classes : instincts de conservation ou instincts du Moi et instincts sexuels, mais c'est une classification provisoire : l'étude des névroses de transfert montre un conflit entre instincts sexuels et instincts du Moi, peut-être d'autres affections montreront-elles qu'une autre classification est nécessaire.

Les instincts du Moi se distinguent des autres éléments sexuels en ce sens que s'ils ne sont pas satisfaits dans un délai très court l'organisme disparaîtra. Ce sont des besoins urgents. Au contraire, les besoins sexuels sont des activités de luxe, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent être satisfaits que si les besoins urgents sont déjà satisfaits, de plus leur satisfaction peut toujours se remettre à plus tard.

Quant aux instincts sexuels ils sont nombreux dit Freud, émanant de

nombreuses sources organiques, d'abord indépendants, c'est tardivement qu'ils font leur synthèse, leur but est le plaisir de l'organe. C'est seulement quand la synthèse en est complète qu'ils entrent au service de la reproduction.

D'abord liés aux instincts de conservation, ils s'en détachent progressivement, mais dans le choix de leurs objets suivent les chemins indiqués par les instincts de conservation. Quelques-uns restent toute la vie associés à ceux-ci, mais cette association échappe à l'attention chez le normal (exemple la bouche : fumer, embrasser). Ils sont caractérisés par le fait qu'ils peuvent très facilement se substituer les uns aux autres et changer d'objet, ils sont capables d'activités (il faut comprendre d'inciter des activités) très éloignées de leur but original (sublimation).

Vous voyez que dans ces lignes on peut comprendre que les instincts sexuels sont au départ l'aspect hédonique des instincts de conservation, c'est plus tard qu'ils se rassemblent au service de la reproduction.

On comprend pourquoi la sexualité apparaît si vaste dans la pensée freudienne, puisqu'elle n'est pas autre chose que l'aspect hédonique de toute activité et de toute sensibilité. Il me semble qu'il faudrait même préciser et dire qu'il s'agit non pas exactement du plaisir qui accompagne la satisfaction d'un besoin urgent (être rassasié quand on a faim) mais du « plaisir pour le plaisir » (peut-être est-ce l'origine de l'art pour l'art) qu'on fait naître à volonté en dehors du besoin qu'il accompagnait primitivement. Ce sont ces différents « plaisirs pour le plaisir » qui se synthétiseront au service de la reproduction. Mais qu'on parle d'hédonisme ou de sexualité on parle exactement de la même chose. Ajoutons que le mot Libido désigne l'aspect dynamique de l'instinct sexuel ainsi défini.

2° *Névroses narcissiques.*

Mais les choses se compliquent avec le narcissisme. Les concepts précédents ont été élaborés pour expliquer le conflit qui est à la base des névroses de transfert. Le narcissisme et les concepts qui s'y rapportent ont été élaborés pour expliquer le conflit qui est à la base des psychoses. A ce moment, dit Freud, l'instinct s'attache au Moi. Connu jusqu'ici comme agent d'opposition (un des antagonistes du conflit) nous allons l'examiner lui-même.

Dans la schizophrénie, la Libido ne s'attache plus aux objets, mais se retourne sur le Moi, qui devient l'objet d'amour. En y réfléchissant dit Freud en 1915, le Moi apparaît comme un grand réservoir de Libido, d'où celle-ci est lancée sur les objets et qui est toujours prêt à recevoir celle qui vient des objets. Ainsi les instincts de conservation sont aussi libidinaux. Ce sont des instincts sexuels qui au lieu d'objets externes ont pris pour objet le propre Moi du sujet. Cet amour de soi est appelé narcissisme (à cette époque le mot *moi* désigne simplement la personne du sujet).

On appelle maintenant la Libido des instincts de conservation Libido narcissique ; primitivement et à l'état normal, il existe un amour de soi intense.

Au lieu de parler d'un conflit entre instincts sexuels et instincts de conservation (ou instincts du Moi) on parlera donc d'un conflit entre la Libido objectale et la Libido du Moi, ou puisque les instincts sont les mêmes d'un conflit de choix d'objet, on aimera les autres ou soi-même.

Ainsi parler de Libido des instincts de conservation, étend le domaine du sexuel jusqu'à en faire un concept aussi vague que celui d'énergie ou d'élan vital. Au lieu de dire que primitivement il existe un amour de soi intense on peut aussi bien dire que le nourrisson n'ayant pas à sa disposition de moyens adéquats de communication avec le monde extérieur, tire ce que nous avons appelé le plaisir pour le plaisir (activité de luxe) du jeu même des activités auxquels aboutissent les instincts de conservation qui pour nous sont agressifs. Lorsque le nourrisson apprend à distinguer les plaisirs qui lui sont donnés, et ceux qu'il se donne lui-même, il apprend à diriger sa Libido, dirait Freud sur les objets extérieurs, et non plus seulement sur lui-même.

Toujours est-il qu'ayant ainsi réuni instinct de conservation et instinct sexuel sous le nom d'Éros, Freud éprouve la nécessité de trouver un antagoniste à Éros, car la notion de conflit toujours au centre de la pensée freudienne exige deux tendances antagonistes. Comment expliquer la destruction de soi-même si évidente dans certains syndromes cliniques dont le plus frappant est le masochisme?

3° *Le masochisme.*

C'est alors que Freud développe sa théorie des deux instincts, instinct de vie et instinct de mort. L'instinct de vie qu'il appelle Éros est celui dont l'analyse étudie les vicissitudes, ce sont les instincts libidinaux, sexuels ou de vie. Leur but est de faire de la substance vivante des unités plus grandes, de façon à permettre à la vie de se prolonger et de se perfectionner. Les instincts de mort, qu'il n'appelle pas Thanatos, ne sont pas directement fondés sur l'analyse, mais sur la biologie (en fait sur une spéculation à point de départ biologique). Leur but est de briser tous les rapports, de dissocier la combinaison multicellulaire qu'est l'organisme, pour ramener l'être vivant à l'état inerte initial d'où il est sorti. Il fait remarquer que ces instincts tendent initialement à détruire l'organisme lui-même puisqu'ils doivent ramener à l'inorganique tout ce qui vit. Mais ce qui est étrange c'est que cet instinct ne devient apparent qu'à partir du moment où il se dirige vers l'extérieur, où il devient instinct de destruction, où il devient Agressivité.

Tout se passe comme si Freud poussé par son génie clinique à concevoir l'importance capitale de l'Agressivité se trouvait incapable de l'expliquer autrement que par un instinct hypothétique, de destruction de soi-même retourné contre l'environnement. Avant de voir comment d'autres ont tenté de résoudre ce problème, voyons rapidement comment Freud imagine les interactions de ces deux instincts de vie et de mort. La vie dit-il est faite des conflits ou des conjugaisons de ces deux instincts. Manger implique la destruc-

tion d'un objet suivie de l'assimilation de ce dernier. Le coït est une agression qui tend vers l'union la plus étroite, pour l'individu la mort est la victoire des instincts de destruction, la reproduction est la victoire d'Éros. Pratiquement on constate et on sent (expérience vécue) amour et haine. Tous les comportements sont ambivalents.

Voici dans le temps comment Freud imagine l'évolution des instincts dans l'être vivant.

Dans l'individu avant qu'on y puisse distinguer un Moi et un Ça, c'est-à-dire dans l'individu qui n'est que tendances biologiques, l'énergie de la vie c'est-à-dire d'Éros, ou Libido, sert à neutraliser l'énergie destructrice.

Il semble que Freud conçoive que la Libido soit en excès puisqu'il ajoute : « ensuite il devient relativement facile d'observer les avatars ultérieurs de la Libido » (d'ailleurs puisque l'organisme croît il faut bien que la Libido soit en excès).

Mais l'instinct de mort apparaît dans le comportement (en fait il cesse d'être virtuel) lorsqu'il se transforme en agressivité s'exprimant par l'intermédiaire du système musculaire, et « indispensable à la conservation de l'individu ».

C'est à mon avis la contradiction la plus gênante dans la théorie des instincts : comment les instincts de conservation peuvent-ils appartenir à l'instinct de vie, alors que l'instinct de mort est nécessaire à la conservation de l'individu. Je ne vois pas qu'on puisse la lever autrement que par l'artifice de langage qui consiste à postuler leur fusion complète tout en leur laissant leur individualité c'est ce qui nous amènera plus loin à tenter une refonte complète de la théorie des instincts.

Ce n'est guère gênant si les instincts ne sont que des abstractions, c'est plus gênant si on veut leur donner une base physiologique.

Une quantité considérable de l'instinct d'agression se trouve fixée à l'intérieur du Moi, puisqu'elle n'a pas le droit à cause des interdictions sociales de s'extérioriser contre l'environnement. Elle agit donc contre l'individu en tant que force destructrice, et c'est elle finalement qui détruira l'individu qui en somme meurt de ses conflits internes.

REVISION DE LA THÉORIE CLASSIQUE

Il faut insister sur le fait que de nombreux psychanalystes disciples convaincus de Freud se sont efforcés d'interpréter et de compléter la théorie Freudienne des instincts. Avant d'en donner notre propre interprétation, nous nous adresserons à Hartmann qui seul ou en collaboration avec Kries et Lœwenstein s'efforce depuis bientôt 15 ans de reformuler la théorie psychanalytique suivant les concepts de la psychologie générale et surtout de la psychologie génétique. Nous en donnons ici un résumé et nous formulons ensuite nos critiques personnelles de leur théorie.

LA THÉORIE D'HARTMANN

Dans un article de 1949 ils s'attachent à élucider la théorie de l'agressivité. Ils remarquent qu'au moment même où la théorie des trois instances a séparé le Moi acquis et le Ça inné, la clinique montre le caractère insatisfaisant de la théorie des impulsions agressives faisant partie d'un instinct de maîtrise. Il y a divers types de maîtrises dont les uns sont partiellement en corrélation avec différentes fonctions du Moi, d'autres paraissent être des manifestations plutôt que des sources d'agression, ainsi on conçoit l'existence d'un instinct agressif ou destructeur indépendant, primaire, inné.

Ils ajoutent, et nous sommes entièrement d'accord avec eux : « au moins une partie des considérations sur lesquelles Freud base sa réflexion dans sa monographie. *Au-delà du principe de plaisir* se réfère à des questions qui ne doivent être discutées et probablement résolues qu'au sein de la biologie elle-même et peut-être avec l'aide de l'expérimentation ».

« L'hypothèse concernant l'existence d'instincts dirigés vers la mort ou la vie, ne facilite à l'heure actuelle, ni la cohérence des hypothèses présentes, ni la formulation d'hypothèses nouvelles, au moins si l'on se limite comme nous à des hypothèses qui pourront maintenant ou dans le futur immédiat être vérifiées par le témoignage de l'expérience, par celui des données de l'observation clinique, les travaux de génétique (psychologie du développement) et la psychologie expérimentale du normal et de l'anormal ».

Certains psychanalystes (Fenichel) se méfient des constructions freudiennes concernant l'instinct de mort, mais ils étendent cette méfiance de la théorie biologique à la théorie psychologique, et ont tendance à écarter toutes hypothèses concernant l'existence d'un instinct de destruction primaire. Hartmann, Kris, Lœwenstein considèrent que cette hypothèse est étroitement liée à la formulation des hypothèses psychanalytiques.

D'autres admettent une spéculation biologique qui n'a que faire dans des hypothèses psychologiques. Ils écartent ainsi de la discussion les conséquences qui résultent pour la théorie psychanalytique de l'hypothèse d'un instinct primaire d'agressivité.

Hartmann, Kris, Lœwenstein s'efforcent de préciser la différence entre « instinct » dans le sens où il est utilisé en psychologie générale et « tendance instinctuelle » qui est la traduction exacte de Trieb.

Cette distinction entre instinct et tendance permettrait, disent-ils, de clarifier le point de vue de Freud, et de résoudre certaines contradictions de la théorie psychanalytique.

On peut d'abord remarquer que l'organisation structurale est maximum chez l'homme, minimum chez l'animal. Il en résulte que la différenciation des fonctions du Ça et du Moi, capitale chez l'homme est hors de propos chez l'animal.

Chez l'homme le Moi est le médiateur entre la tendance instinctuelle et l'environnement. Son organisation est la garantie de l'adaptation. Alors que la tendance ne peut atteindre le but sans l'intervention du Moi, l'instinct le fait tout seul ou pour citer Murphy, chez l'homme l'intelligence remplace l'instinct.

Puisque la formation du Moi est en partie un processus d'apprentissage, on peut dire que chez l'homme la satisfaction des besoins est garantie par l'apprentissage. Les instincts peuvent obtenir la satisfaction avec un minimum ou pas du tout d'apprentissage.

De telles oppositions impliquent l'existence de nombreuses formes de passage entre ces extrêmes, couvrant toute la marge des espèces animales jusqu'aux singes supérieurs ou les conditions ressemblent de beaucoup de points de vue à celles qu'on rencontre chez l'homme.

En résumé dans le cas idéal de l'animal l'instinct garantit la survie de l'individu, au moins chez les espèces inférieures, tandis que chez l'homme c'est le Moi qui garantit la survie de l'individu.

Nous ne présumons plus de l'existence d'un instinct de conservation ou tendance à la survie, mais insistons sur l'importance parmi les facteurs qui contribuent à la survie, des fonctions du Moi, qui afin d'assurer la sécurité de l'individu, réagit à un grand nombre de signaux qui proviennent en partie de l'appareil physiologique, utilise tout l'équipement humain, depuis l'organisation réflexe jusqu'aux processus les plus hautement différenciés que suppose la mise à l'épreuve de la réalité et coordonne ces divers moyens et fonctions. Cette distinction précise entre instinct et tendance instinctuelle et l'hypothèse que la conservation de l'individu ne doit pas être considéré comme un instinct mais comme une fonction régulière du Moi, rend plus clair certains problèmes de la théorie psychanalytique. Mais cette conception ne modifie en rien les concepts Freudiens dont aucun n'est redéfini. Ce n'est pas par hasard mais parce que le développement de la pensée de Freud a été en fait un développement pas à pas.

Dès le début Freud qui n'a abandonné qu'à regret son intérêt primitif pour le système nerveux central, propose certaines hypothèses concernant la structure psychique. Dans un essai théorique écrit en 1875, mais qui n'était pas destiné à la publication il développe une conception de la structure du Moi exprimée en termes neurophysiologiques, mais cette tentative survit dans ses travaux publiés comme l'opposition d'un agent refoulant, et d'une impulsion refoulée. Plus tard lorsque la clinique suggère à Freud de réemployer des concepts structuraux, il peut utiliser un certain nombre de concepts élaborés vingt ou trente ans plus tôt.

Il en est de même de l'hypothèse de Freud concernant la nature des tendances instinctuelles, elle provient de deux sources distinctes : l'une d'elles concerne l'existence d'un facteur dynamique dans toutes les fonctions mentales, l'autre d'observations cliniques concernant le rôle de la sexualité dans l'étiologie des névroses.

Du point de vue dynamique Freud pense que l'énergie nerveuse obéit à un principe de constance; toute tension de l'énergie nerveuse dans le système nerveux central tend à retourner à un niveau préétabli, c'est cette théorie qui deviendra plus tard le principe de plaisir, puis celui de nirvana.

Le concept dynamique lui permit de poser l'hypothèse d'une énergie spécifique faisant partie de la tendance sexuelle dont les manifestations prennent de multiples apparences. En particulier il put lier à la sexualité certains comportements infantiles. Il put ainsi se détacher d'un modèle stimulus-réflexe purement behavioriste. L'hypothèse d'une libido capable de transformations et subissant des vicissitudes, mais agissant comme une force constante devient un des outils les plus importants de la psychanalyse.

Hartmann, Kris, Lœwenstein affirment : « Le concept psychanalytique d'une tendance instinctuelle source d'une telle force constante, transcende à l'heure actuelle, tout lien défini avec un processus physiologique, avec l'événement vécu, ou toute donnée obtenue par la méthode behavioriste. Cependant le concept de tendance instinctuelle comporte tous ces aspects ».

Les tendances instinctuelles ont été étudiées par Freud dans leur relation aux objets, au sujet lui-même, et quant à leurs modifications en énergie psychique neutralisée. Pour Freud l'énergie neutre est probablement de la libido sublimée ou désexualisée, cette énergie neutralisée pouvant se retransformer quelquefois en l'énergie instinctuelle d'où elle provient.

Hartmann, Kris, Lœwenstein pensent que l'énergie neutre peut provenir aussi bien de l'Agressivité que de la Libido, et se retransformer également en Agressivité ou Libido. Ils s'efforcent de décrire les caractéristiques et les vicissitudes de la tendance agressive (Agressivité) sur le modèle que Freud a tracé dans sa théorie de la Libido.

Ils lui décrivent une intensité, des buts partiels car le but total, impossible à atteindre serait la destruction complète de l'objet. En fait il est impossible actuellement de lui attribuer un but spécifique précis. Mais si la Libido est inhibée temporairement (retard de satisfaction) ou définitivement (satisfaction substitutive) l'Agressivité est toujours inhibée d'emblée par la Libido concomitante, autrement dit elle ne pourrait jamais s'exercer librement. L'inhibition provient comme dans le cas de la Libido du contact avec la réalité (1), car il existe quatre types de conflits valables pour Agressivité aussi bien que pour Libido.

1° Conflit instinctuel lorsque *A* et *L* ont même objet.

2° Conflit avec la réalité objective (réaction redoutée de l'objet).

3° Conflit avec le Moi (même danger anticipé par le Moi).

4° Conflit avec le Surmoi (le conflit implique des valeurs morales).

Les conflits seront résolus grâce à des moyens semblables, vicissitudes ou mécanismes de défense; déplacement, restriction, sublimation, retournement et le seul original la fusion avec la Libido.

Il est à noter que le phénomène de la fusion des deux instincts nécessite pour ces auteurs une neutralisation partielle de Libido et d'Agressivité.

(1) C'est nous qui précisons.

Quant au retournement de l'Agressivité contre soi-même il sert à expliquer le phénomène du masochisme, aussi bien que la culpabilité telle qu'elle se manifeste chez certains malades dont le Surmoi est « cruel ».

En somme l'Agressivité internalisée (retournée) contribue à la formation du Surmoi. L'Agressivité déplacée, restreinte, sublimée devient condition nécessaire de l'intégration mentale et de la maîtrise de l'environnement : le lien entre Moi et musculature est aussi un lien entre Moi et Agressivité (exprimé par la motilité). Mais c'est aussi l'action qui permet la distinction entre soi et le monde extérieur, le découpage du monde et sa reconstruction.

L'environnement invite à l'action, ainsi se décharge l'Agressivité. Les moyens et les fins par lesquels se satisfait l'Agressivité sont donc très variés, ils s'étendent de la maîtrise corporalle aux techniques et à la conquête de la nature.

CRITIQUE DE LA THÉORIE D'HARTMANN

Personnellement, nous nous séparons de ces auteurs sur quelques points, insignifiants du point de vue clinique, mais très importants du point de vue de la théorie générale.

1° Leur théorie de l'instinct (animal) est très schématique, nous concevons l'instinct sur le modèle qui nous a été proposé par Lorenz, von Holst, Tinbergen (1951) (mécanisme nerveux organisé hiérarchiquement, qui soumis à certaines excitations, amorçantes, déclenchantes et dirigeantes d'origine interne aussi bien qu'externe, répond à ces excitations par des mouvements coordonnés qui contribuent à la survivance de l'individu et de l'espèce). Et nous acceptons entièrement la distinction de Craig reprise par Tinbergen d'actes consommatoires, simples, mettant un terme au comportement, et de comportements d'appétition qui posent les problèmes de plasticité, d'adaptabilité, d'intégration. Si l'on accepte une pareille théorie, il est facile de la transposer sur le plan humain, le Moi différencié par l'apprentissage apparaît simplement comme l'entité qui dirige le comportement d'appétition. Le Ça inné comme la source des stimuli internes. Et rien n'empêche d'attribuer au Moi certaines structures innées commandant les apprentissages, ni au Ça certaines structures acquises, à l'origine des stimuli internes.

2° Le principe de constance qui était suffisant lorsque le fonctionnement du système nerveux était conçu sur le schéma de l'arc réflexe, ne peut plus trouver de modèle physiologique dans un système nerveux conçu comme dynamique, constamment actif, ou plutôt composé de plusieurs systèmes interagissants (Lashley 1951). D'ailleurs la conceptation statique du système nerveux qui était celle de l'époque de Freud ne s'applique pas de façon satisfaisante à la théorie dynamique de la psychanalyse. Et c'est de cette discordance entre modèle physiologique et modèle psychologique que naissent plusieurs difficultés de la théorie Freudienne.

3° Il nous est impossible d'accepter que le concept psychanalytique de tendance « transcende » tout processus physiologique, tout événement vécu, tout comportement objectif. Nous pensons qu'il s'agit surtout d'une confusion. Nous discuterons plus loin l'origine de cette confusion et nous efforcerons de distinguer les termes confondus.

4° Nous n'acceptons pas une énergie neutre qui proviendrait de la Libido ou de l'Agressivité. Nous pensons qu'il n'existe qu'une énergie (si l'on peut dire) celle du système nerveux qui prend suivant les circonstances une signification plus ou moins libidinale, plus ou moins agressive, destructrice.

5° Enfin nous ne pensons pas que le conflit instinctuel soit un conflit d'instincts, mais c'est lui aussi un conflit avec la réalité, avec la réalité physiologique, car il n'est pas possible de réaliser à la fois deux tendances, deux actes de significations opposées. D'après cette dernière objection, il apparaît qu'il faut distinguer la réalité du monde extérieur (stimuli externes) et la réalité du monde intérieur (de l'organisme); les instincts apparaissent déjà, de ce point de vue comme le monde intérieur, organique, représenté et vécu.

6° La fusion de deux instincts, si les instincts ont une existence objective, nous apparaît physiologiquement impossible, et puisque les comportements dits de fusion existent, nous serons conduits à nier l'existence objective des instincts.

***

I. — Les origines des obscurités de la théorie de Freud.
II. — Les données de fait de l'expérience psychanalytique et leur interprétation théorique.
III. — Théorie proposée.
IV. — Discussion générale.
V. — Conclusion.

Nous entrons maintenant dans le vif de notre sujet. Après avoir exposé comment nous expliquons les difficultés de la théorie de Freud, nous présenterons l'expérience analytique telle qu'elle se déroule aux yeux de l'observateur, et montrerons les interprétations théoriques qui en découlent. Puis nous proposerons notre propre théorie, nous en discuterons la signification épistemologique et concluerons brièvement en cherchant comment la psychanalyse peut contribuer à la solution du problème biologique des instincts chez l'homme, ou plus précisemment du problème de l'origine naturelle ou culturelle des comportements humains.

LES ORIGINES DES OBSCURITÉS DE LA THÉORIE CLASSIQUE

Nous pensons que les obscurités, et si l'on veut le caractère choquant de la théorie freudienne des instincts provient de deux sources différentes.

D'une part Freud neurologiste des années 1890 disposait d'un modèle

neurophysiologique statique pour « expliquer » une psychologie dynamique. D'autre part dès le moment où il conçut la Libido comme une énergie de nature physique et comme un désir psychique il était voué à la confusion. Ce sont ses dons d'observation, ses interprétations qui le menaient à de nouvelles observations et sa foi absolue dans la science qui l'ont amené à traiter comme des faits objectifs les événements vécus communiqués par le sujet. Certes c'est cette attitude qui lui permit sa construction théorique, mais c'est cette confusion qui retire à ses ouvrages une partie de leur valeur scientifique.

Prenons par exemple le début de : *Au-delà du principe de plaisir*, Freud (1920) :

« Nous croyons que le cours de ces processus (mentaux) est invariablement déclenché par une tension désagréable et qu'il prend une direction telle que son résultat final coïncide avec un abaissement de cette tension, c'est-à-dire avec l'absence de déplaisir ou la production de plaisir ».

Nous avons montré ailleurs (1953) que cet énoncé contient en fait deux propositions.

1° Le cours des processus mentaux est invariablement déclenché par une tension, il prend une direction telle que son résultat final coïncide avec un abaissement de cette tension.

2° La tension initiale est ressentie comme désagréable, la tension terminale plus basse est ressentie comme moins désagréable ou agréable.

La première proposition formule en loi et applique aux phénomènes mentaux la description neurophysiologique de l'arc réflexe. La seconde proposition, considérée isolément de la première exprime ce fait subjectif qu'on fuit le déplaisir et qu'on recherche le plaisir.

Freud semble imaginer que ces deux propositions sont indissolublement liées ce qui implique : 1° Qu'un phénomène subjectif et un phénomène objectif soient deux aspects d'une même réalité (ce qui est une excellente hypothèse de travail ; 2° Qu'on puisse les étudier suivant la même méthode (ce qui est au moins contestable ; 3° Qu'on puisse passer de l'un à l'autre « de droit » (ce qui est encore plus contestable).

Les faits objectifs et les faits subjectifs sont recueillis par des moyens différents, traités selon des procédés différents. L'explication par la cause s'applique avant tout aux faits objectifs. L'explication par la fin aux faits subjectifs. Il est évident qu'on peut expliquer un fait objectif par une fin, un fait subjectif par une cause, mais on raisonne alors par analogie. On imagine les faits objectifs sur le modèle des faits subjectifs ou le contraire, c'est une méthode fructueuse, mais à condition de n'en espérer que des concordances et jamais des identités. Ou si l'on veut les théories tirées des faits objectifs peuvent fournir des hypothèses de travail ou des vérifications par analogie à la psychologie subjective. De même les théories tirées des faits subjectifs peuvent fournir des hypothèses de travail ou des vérifications par analogie à la psychophysiologie objective, mais les raisonnements doivent se poursuivre et s'achever suivant l'un ou l'autre mode d'explication.

Sherrington (1933) était bien plus prudent lorsqu'il écrivait :

« Mais en vérité quel droit avons-nous de réunir événement mental et événement physiologique? aucun droit, seulement le droit de ce que Keats appelle le sens commun pressé et industrieux (*busy common sense*).

« Le droit que la vie pratique, naïve et perspicace exerce. Pour beaucoup d'entre nous, la simple juxtaposition de ces deux séries d'événements proclame leur disparité. D'un côté des modifications de potentiels électriques, s'accompagnant d'action thermique et chimique, constituant une entité physiologique groupée par des relations énergétiques. De l'autre une suite d'événements vécus mentaux, une activité, sans aucun doute, mais quelle est sa relation avec l'énergie? Quant à moi, le peu que je sais du comment de l'un, ne m'aide pas à comprendre le comment de l'autre. Tous deux, malgré tous mes efforts me paraissent disparates et sans liens. Je reconnais que des observations de plus en plus précises, semblent montrer que le temps et le lieu des deux séries d'événements semblent coïncider. Tout semble montrer que de ces points de vue elles correspondent. Quoi que je ne puisse les relier je constate que l'événement mental d'un côté et l'événement cérébral de l'autre coïncident dans le temps et l'espace.

« Nous admettons que le physicochimique auquel nous cherchons à relier l'événement mental est pour nous en définitive une pensée une idée. Mais cela ne nous aide pas puisque pour moi tout au moins, les deux séries ne me semblent pas reliées. En tant qu'événements mentaux, je devrais les supposer distants. La science, noblement écarte toute autre preuve que la preuve complète ; mais le sens commun pressé par le temps accepte et agit d'après ce qu'il a accepté ».

LES DONNÉES DE FAIT DE L'EXPÉRIENCE PSYCHANALYTIQUE ET LEUR EXPLICATION THÉORIQUE

Il nous faut d'abord montrer en quoi consiste l'expérience analytique elle-même, et comment la théorie classique en découle presque nécessairement.

A. — DESCRIPTION PHÉNOMÉNOLOGIQUE DES COMPORTEMENTS OBSERVÉS DANS UNE SITUATION SPÉCIFIQUE : LA SITUATION ANALYTIQUE

Celle-ci comporte en fait plusieurs caractéristiques :

1° L'isolement d'un expérimentateur et d'un sujet, dans une situation toujours identique à elle-même.

2° La consigne : le sujet doit dire tout ce qui lui vient à l'esprit, sans choix ni retenue, ce qui implique un corollaire jamais exprimé que l'expérimenta-

teur doit accepter tous les comportements verbaux du sujet, quels qu'ils soient.

3º Le sujet est étendu sur un divan ce qui implique que le sujet ne peut agir la plupart de ses comportements, il est ainsi incité à les verbaliser.

Cette technique valorise donc les comportements verbaux. Dans cette situation le sujet exprimera donc tout ce qui est exprimable à l'aide du langage : désirs, craintes, intérêts, intentions, souvenirs, jugements, etc...

Mais rapidement, la consigne ne sera plus respectée, on observera un comportement de blocage. C'est ce comportement que le psychanalyste appelle *résistance*. Avec interprétation ou sans intervention de l'expérimentateur le blocage disparaît, on s'aperçoit toujours que le blocage était dû à une crainte. Souvent le sujet n'avait aucune conscience de cette crainte, on dira qu'elle était *inconsciente*. Si le sujet en prend tout de suite conscience et la reconnaît on dit qu'elle était préconsciente. Si le sujet ne la reconnaît pas on dit qu'elle est vraiment inconsciente. L'existence de craintes vraiment inconscientes n'implique pas une interprétation arbitraire de l'expérimentateur. Car les prises de conscience successives des craintes préconscientes aboutissent toujours à une prise de conscience des craintes inconscientes vraies.

Ces craintes inconscientes se rapportent soit au monde extérieur du sujet (relations avec les objets et les personnes hors de la situation analytique) soit au monde intérieur du sujet (représentations des objets et des personnes et surtout infractions aux règles morales), soit au psychanalyste. Mais celui-ci apparaît à l'observation comme établissant un lien entre le monde extérieur et le monde intérieur du sujet. En effet, il cesse tôt ou tard d'apparaître comme un médecin faisant partie du monde extérieur du sujet, mais comme un être plus ou moins réel investi de pouvoirs plus ou moins magiques, et surtout de celui de permettre et d'interdire, de décider du bien et du mal, de promulguer la loi morale. Pour cette raison, il faut l'aimer et le détester, se confier à lui et se méfier de lui. Mais tous ces sentiments seront non seulement vécus dans la situation analytique, ici, maintenant, exprimés clairement, mais exprimés à l'aide de souvenirs d'événements vécus infantiles se rapportant à des personnes vis-à-vis desquelles autrefois et ailleurs, le sujet s'est trouvé dans un état de dépendance absolue ou relative.

Les psychanalystes appellent *transfert* ce comportement, c'est dans cette situation de transfert que le sujet établit le lien entre son propre système de valeurs et son entourage passé, et personnalise à nouveau toutes sortes d'abstractions. Il tente d'utiliser son psychanalyste à cet effet, mais si celui-ci sait observer l'attitude de neutralité qui doit être la sienne, le sujet rejeté hors du monde imaginaire où il tente d'enfermer le psychanalyste et lui-même, prenant conscience que ses craintes sont devenues anachroniques devra poussé par la nécessité la plus élémentaire, celle de vivre, s'adapter au monde extérieur, c'est-à-dire réaliser certains désirs compatibles avec les normes de la société où il vit, retarder la satisfaction de désirs irréalisables maintenant, agir sur le monde extérieur pour obtenir certaines satisfactions qui pourront devenir réalisables dans certaines conditions, renoncer à certaines satisfactions

parce qu'elles ne pourront jamais être réalisées, et leur trouver des satisfactions substitutives approuvées par la société. Et tout cela aussi bien dans le domaine des relations avec les objets qu'avec les personnes.

Au cours de cette longue expérience l'observateur a pu à chaque instant constater que chacun des obstacles partiels à cette adaptation était constituée par la présence actuelle de craintes imaginaires apprises dans le passé et devenues absurdes. Mais remarquons que l'observateur n'explique pas que ces craintes sont absurdes, il démontre par son attitude qu'elles sont absurdes dans la situation analytique. C'est en fait au sujet de faire le départ entre ce qui se passe dans la situation privilégiée de l'analyse, et ce qui peut se passer dans le monde extérieur. Il ne faut pas oublier que si la répétition prolongée des séances d'analyses entretient une situation artificielle pendant de longs mois ou années elles ne sont qu'une partie minime de l'activité du sujet qui retrouve en sortant de chez l'analyste le monde habituel.

L'adaptation à une situation où on peut tout dire ne comporte pas comme corollaire l'inadaptation à une situation où il faut se comporter à peu près comme « tout le monde ». On peut croire que les adaptations répétées à des situations aussi différentes assouplissent les réactions du sujet au lieu de les laisser fixées dans leur rigidité.

Il faut encore constater que dans la situation analytique le sujet a montré à chaque instant comment l'imagination (le fantasme) pouvait s'interposer entre les nécessités de l'action et le désir irréalisable; c'est peut-être le point le plus frappant de l'expérience du psychanalyste que de pénétrer à la suite de son sujet dans un monde de craintes vaines et d'action imaginaires.

Chacun de ses malades mène une double vie, l'une celle d'un adulte souvent supérieur et l'autre celle d'un enfant angoissé, prisonnier dans un univers d'images redoutables sans cesse renaissantes, et dont sans cesse il tente de s'évader à la suite d'autres images tout aussi vaines.

De tels faits seront expliqués par une théorie.

B. — THÉORIE DYNAMIQUE DU COMPORTEMENT

Le point de départ en est le conflit appelé résistance. Tout conflit suppose deux forces en opposition. Freud décrit une tendance naturelle (innée) (*triebe*) qu'on appelle en français pulsion, tendance instinctuelle ou instinct, en anglais *drive*, *instinct*, quelquefois *urge*. A cette tendance s'oppose une interdiction (acquise) et due à une crainte.

La tendance innée est conçue comme organique (besoin) ayant une représentation psychique (le désir) et une direction, du déplaisir au plaisir (principe de plaisir). Le principe de réalité n'en est qu'un cas particulier (principe de moindre déplaisir). La tendance acquise est une représentation, crainte objective anticipée ou imaginaire.

Le conflit est résolu soit par la satisfaction de la tendance instinctuelle, immédiatement ou ultérieurement, soit par le blocage définitif de la tendance,

la satisfaction de certaines tendances ne peut être retardée que de quelques secondes (besoin d'oxygène) de quelques heures (besoin d'eau) de quelques jours (besoin de nourriture) ce seront les instincts de conservation. La satisfaction d'autres tendances peut être retardée indéfiniment ce seront les tendances sexuelles. Ce fait met les tendances sexuelles à part de toutes les autres mais, point important, les tendances sexuelles ainsi bloquées continueront à agir et pourront être satisfaites indirectement (satisfactions substitutives). Dans ces satisfactions indirectes les images mentales (représentations, fantasmes) jouent un rôle hors de pair.

On décrira donc toute une série de mécanismes mentaux (mécanismes de défense du moi) qui permettent d'obtenir des satisfactions substitutives, et qui tous se ramènent en fait à des inhibitions et à des déplacements, ce qui permet de décrire les vicissitudes des tendances instinctuelles. On en conclut qu'il n'y a pas de blocage définitif de la tendance, celle-ci parvient toujours à se satisfaire grâce à des compromis (symptômes pathologiques) ou à des déplacements acceptés par la société (sublimation, par exemple). D'autre part, dans la théorie Freudienne, la tendance sexuelle est liée au plaisir (dans l'espèce humaine) et comme on constate que tout plaisir peut être un substitut de la tendance sexuelle, on en déduira que tout plaisir recherché pour lui-même est de nature sexuel.

L'étude des malades montre que l'origine de la plupart des blocages doit être recherchée dans la première enfance. L'observation directe des enfants montre une recherche constante des plaisirs cutanéo muqueux, on pourra donc décrire une vie sexuelle infantile. La clinique psychanalytique montre au fur et à mesure que les observations s'accumulent que la théorie précédente est insuffisante sur quelques points.

1° La multiplicité des conflits exige qu'on puisse les classer. La théorie des trois instances y pourvoira.

Les tendances innées, instinctuelles, inconscientes seront attribuées à une instance fonctionnelle appelée Ça. Les tendances acquises qui provoquent les blocages rationnels seront attribuées à une instance fonctionnelle appelée Moi, elles peuvent être inconscientes, elles sont souvent conscientes.

Les tendances acquises qui provoquent les blocages irrationnels, dues au souvenir des interdictions des parents interprètes de la société seront attribuées à une instance fonctionnelle appelée Surmoi, elles sont souvent inconscientes, elles peuvent être conscientes.

On pourra ainsi décrire des conflits entre :

Ça et monde extérieur (instinct et crainte objective) ;

Ça et Moi (instinct et crainte objective anticipée) ;

Ça et Surmoi (instinct et crainte infantile).

2° Mais tous les instincts étant maintenant dans le Ça, il faut décrire les conflits de désirs qui sont monnaie courante de la clinique comme des conflits d'instincts. Il faudra dès lors au moins deux instincts dans le Ça, c'est alors qu'apparaît la théorie des deux instincts : instinct de vie (ou Libido) et instinct destructeur ou Agressivité que Freud appelle instinct de mort.

Il est d'autant plus indispensable de faire intervenir une tendance destructrice que certains faits cliniques paraissent ne pouvoir s'expliquer que par une tendance agressive, n'obéissant pas au principe de plaisir, donc indépendante de toute tendance sexuelle. Ce sont les faits de compulsion de répétition (répétition d'action qui ne peuvent aboutir à aucun plaisir), certains aspects du masochisme (véritable destruction mentale de soi-même) certaines réactions au cours de l'analyse elle-même (réaction thérapeutique négative où le psychanalyste voit sous ses yeux le sujet s'acharner à sa propre destruction, dans une réaction hostile à l'analyste) et tous les faits d'ambivalence (coexistence de désirs tendre et hostiles, qui apparaissent fusionnés dans certains comportements et qu'on voit se dissocier dans certaines circonstances ou au cours de l'analyse, prendre des significations et rechercher des satisfactions entièrement indépendantes).

THÉORIE PROPOSÉE

Essayons maintenant de donner une théorie générale fondée sur la neurophysiologie.

Il est commode de prendre comme point de départ l'opposition activité-passivité. C'est une façon de distinguer les systèmes récepteurs et effecteurs (1) ; c'est par l'activité qu'on maîtrise le monde extérieur, et l'instinct destructeur n'est que l'origine hypothétique de cette activité. La passivité au sens de réception nous paraît l'état recherché par l'hypothétique instinct érotique. Ainsi nous définissons par abstraction, dans le comportement ambivalent seul observable, l'instinct destructeur comme l'élément actif, effecteur et l'instinct érotique comme l'élément passif récepteur (2).

La fonction de l'activité est évidente, c'est celle d'agir sur le monde extérieur. Mais quelle peut être celle de la passivité qui n'aboutit pas à une réaction extérieure? Nous pensons que ce que nous appelons satisfaction réceptrice correspond à une réaction viscérale, non pas anabolique, mais préparatoire à l'assimilation, et probablement nécessaire chez le nouveau-né et le nourrisson (mammifère inachevé) (3).

En d'autres termes les soins de la surface du corps, les caresses susciteraient une attitude réactionnelle viscérale portant sur les grandes fonctions de la vie végétative, activité circulatoire, respiratoire, régulation thermique, néces-

(1) En accord avec Freud (1915) qui écrivait : « la relation du Moi avec le monde extérieur est passive dans la mesure où il reçoit des stimuli, active quand il y réagit ».

(2) Quand Freud (1924) insiste sur le fait qu'aucun des deux instincts n'existe à l'état de pureté, il nous autorise à conclure qu'aucun des deux n'existe substantiellement. On ne peut admettre la fusion de deux instincts réels gardant leur individualité.

(3) Pieron (1945). Expérience de la grenouille anesthésiée qui oublie de respirer. Tinbergen (1951). Soins de la surface du corps. Mc Riddle (1944). Disparition de troubles circulatoires chez le nourrisson à la suite de caresses.

saire aux fonctions de l'assimilation, hédonique, contribuant elle aussi au maintien de la constance du milieu intérieur, elle a une valeur adaptative. C'est en ce sens qu'on peut envisager un instinct érotique pur.

Une pulsion active et une pulsion destructrice ne sont différentes que subjectivement et par rapport à un système de valeurs. L'attente d'une satisfaction qu'on recevra passivement n'est pas différente d'une attraction érotique dépouillée de tout élément actif. L'instinct destructeur serait donc l'élément moteur de l'instinct érotique. Sans lui la Libido ne peut s'actualiser explicitement. L'instinct érotique serait l'élément sensitif de l'instinct destructeur. Sans lui l'instinct destructeur ne peut se diriger ni s'adapter.

De plus il peut arriver qu'un comportement appétitif actif soit satisfait par un comportement de consommation passif (récepteur) (1). Enfin la sensation (passive) est nécessaire à l'action en tant que stimulus, sinon immédiatement (réflexe) au moins antérieurement (mémoire, (2). A cette opposition objective mais assez abstraite activité-passivité correspond une opposition subjective mais objectivable, celle des attitudes réactionnelles d'acceptation (passive) et de rejet (3) (préparation à l'action) dans lesquelles on peut supposer que les réflexes de postures (toniques) (4) jouent un rôle important aussi bien que l'activité du cerveau (attention) telle qu'elle apparaît explicitée par l'E. E. G. (5). Mais ces attitudes d'acceptation et de rejet correspondent subjectivement surtout aux sentiments de plaisir et de déplaisir. C'est sous cette forme que nous retrouvons le principe de plaisir.

Si donc on admet la généralité de l'attitude réactionnelle dans les sentiments subjectifs, on doit admettre que c'est ce caractère de préparation à l'activité ou à la passivité qui fait la spécificité des différents sentiments. Nous sommes ainsi conduits à faire du plaisir, de la sexualité, du désir d'union, de l'attrait pour les témoignages de tendresse, une attitude réactionnelle, une anticipation à une réaction végétative et nous rejoignons par ce biais la conception anabolique de l'instinct sexuel de Freud. De même que l'instinct destructeur qui est action est évidemment catabolique.

La description de l'instinct sexuel de Freud tirée de l'observation clinique se ramène au schéma suivant :

Toutes les zones érogènes d'où naît le plaisir sont normalement excitées soit par l'activité du sujet (zones muqueuses), soit par celle de l'entourage (soins du corps). Le plaisir appris grâce à ces activités entraîne une attitude réaction-

(1) Ce sont aussi bien les pulsions actives ayant un but passif que les réactions au déficit de Lashley (1938) comportements auxquels une perception met fin.

(2) A l'exception peut-être des activités intrinsèques du système nerveux, des activités « à vide » de Lorenz (in Tinbergen 1951).

(3) Woodworth (1938) et Freud (1952) : la distinction entre bon et mauvais est originellement exprimée dans le langage oral puis anal : manger, cracher, garder, rejeter. Ces deux attitudes sont plus tard transposées dans le langage sous forme d'affirmation et de négation, et semblent correspondre aux deux groupes d'instincts dont il a « supposé » l'existence.

(4) Paillard (1954).

(5) Gerard, Grey Walter, Gastaut (in Benassy 1953).

nelle. On peut alors définir le but comme la satisfaction provoquée par l'excitation cutanée muqueuse, la source comme l'attitude réactionnelle qui correspond à l'attente du plaisir, l'action comme le moyen d'obtenir la satisfaction, l'agent de la satisfaction comme le sujet ou une autre personne, l'objet comme l'agent extérieur en tant que provoquant l'attitude réactionnelle. Dans l'autoerotisme l'agent et le sujet coïncident. Ainsi il sera peut-être possible d'expliquer par des mécanismes ethologiques un comportement intentionnel. Mais c'est à condition de faire intervenir l'apprentissage et de renoncer chez l'homme à la conception d'un instinct inné. Cette tendance apprise n'en sera pas moins utilisée plus tard lorsque les mécanismes moteurs innés de l'accouplement s'y intégreront pour construire le comportement de reproduction.

La description de l'instinct agressif de Freud, tirée en partie de la spéculation, en partie de l'observation, est bien moins schématique.

D'une part l'instinct agressif ne peut exister isolément, même si l'organisme agit spontanément il est guidé par la sensation. Il apparaît au service d'autres fonctions (1).

D'autre part, certains comportements possèdent un élément commun désigné sous le nom de compulsion de répétition (c'est pour en rendre compte que Freud fait appel à l'instinct de mort). On peut l'expliquer physiologiquement de deux façons complémentaires : *a*) Des schèmes récurrents supposent des excitations récurrentes. Lorsqu'il s'agit d'un comportement instinctif inné, dans l'hypothèse purement reflexologique, les stimuli internes constants suffisent à provoquer la récurrence des comportements (répétition des besoins de Lagache (1951). Ces stimuli internes peuvent être conçus aussi bien comme des déplaisirs inconscients que comme des déplaisirs conscients ; *b*) L'existence de centres d'activité intrinsèque du système nerveux donne davantage d'importance à l'élément spontanéité par rapport à l'élément réactivité. Mais cette explication n'est plus du tout axiologique (quoique Lagache parle de « besoin » de répétition). On peut parler d'une tendance à l'activité qui n'a plus rien à voir avec le plaisir subjectif, et peut être en opposition avec lui, elle est bien « au-delà du principe de plaisir ».

Mais rien ne s'oppose à ce qu'il existe aussi des comportements de répétition appris. Dans l'hypothèse reflexologique de l'apprentissage ce sont des mécanismes réflexes circulaires qui expliquent la récurrence des conduites apprises. Mais on comprend difficilement comment une conduite « punie » peut persister. Cependant Lorente de Nõ (1938) a montré qu'au niveau corticothalamique il pouvait exister des circuits réverbérants capables de fonctionner comme des centres intrinsèques d'activité nerveuse. Le schéma de l'arc reflexe n'est plus la seule explication possible de l'apprentissage.

Les comportements innés (processus libre de Freud), nous apparaissent, si nous utilisons le schéma hiérarchique de Weiss ou de Tinbergen, naturellement liés : une impulsion nerveuse efférente acheminée par exemple vers trois

(1) Cf. Tinbergen (1951). Il n'y a pas un instinct unique de combat, il y a plusieurs sous instincts de combat.

centres du même niveau *a*, *b*, *c* est inhibée en *a* et *b*. Mais peut passer en *c* (désinhibé par un stimulus adéquat) qui active un schème moteur. Ainsi s'exprime dans l'action un processus instinctif, moyen d'adaptation au monde extérieur, récurrent sous l'influence des facteurs internes, et guidé par les facteurs externes.

Les comportements acquis (processus liés de Freud) nous apparaissent liés par l'apprentissage c'est-à-dire que l'apprentissage introduit à un niveau élevé une inhibition supplémentaire qui bloque tout le processus précédent.

Deux éventualités paraissent alors possible : 1° Il se produit un déplacement, un acheminement vers un autre schème plus ou moins complet (aboutissant à une expression motrice) (1). C'est sans doute ce qui se produit chez l'enfant lorsqu'on ne se contente pas d'interdire une activité mais lorsqu'on encourage une activité de remplacement socialement acceptée ; 2° Il se produit un blocage sur place (représenté dans notre hypothèse par un circuit reverbérant) qui devient source intrinsèque d'activité nerveuse. Mais l'activation des centres moteurs étant refusée, il se produit un déplacement spécial à l'homme, vers les schèmes d'activité imaginaire ou symbolique, qui sans être vraiment moteurs ont probablement été originellement des images motrices et qui suscitent à leur tour des comportements moteurs.

La notion de déplacement joue un rôle considérable dans la théorie anaytique, telle que je vous la présente. Résoudre un conflit entre instinct et Moi (2) consiste à permettre à l'instinct de se déplacer vers des buts acceptés par la société, mais cet équilibre instincts-Moi ne pourra s'établir tant qu'une crainte imaginaire (apprise) s'opposera à l'actualisation directe de l'instinct aussi bien qu'à ses déplacements.

Plus généralement il existe des déplacements d'un instinct à l'autre (de la Libido à l'Agression). Empêchée de s'exprimer dans un comportement l'énergie nerveuse « neutre » s'exprimera dans un autre quelle qu'en soit la signification apprise (agression, tendresse) (3).

Nous avons signalé plus haut l'existence de déplacements vers des schèmes d'activité imaginaire ou symboliques spéciaux à l'homme. Il faudrait insister longuement sur leur importance. Ce sont eux (mécanismes de défense) qui permettent à l'homme de résoudre en imagination un très grand nombre de conflits dans lesquels il se trouve entraîné. Ce sont eux qui permettent entre autre la « fusion » des instincts car grâce à eux l'enfant est capable de réaliser le paradoxe de la simultanéité de comportements différents : grâce aux jeux des images il est capable de délai, dès lors satisfaction effectrice par exemple ne signifiera pas punition, renoncement à la tendresse, ni satisfaction réceptrice renoncement à l'indépendance, mais remise à plus tard.

(1) Nous supposons ici que l'apprentissage peut agir comme les conflits d'instincts ou la manque de stimuli déclencheurs.

(2) Freud (1937).

(3) Le caractère général du problème n'a pas échappé à Freud (1923) qui conclut en faveur de la possibilité de ce déplacement et de l'existence d'une énergie « neutre » mais qui pour lui n'est autre que de la libido désexualisée.

De plus tous les mécanismes dits de défense du moi peuvent en dernière analyse se ramener à des blocages (inhibition) et à des déplacements soit de schèmes moteurs soit de schèmes imaginaires.

Nous pouvons ainsi résumer notre théorie.

L'instinct sexuel ressenti comme un plaisir primitivement cutanéo muqueur ou une attraction (attitude réactionnelle) ne comporte aucun moyen de s'exprimer dans le comportement. Il est lié à l'élément récepteur du schème réceptivo effecteur. La réponse effectrice est implicite et probablement végétative et anabolique (préparatoire) à l'assimilation. Axiologique il a une valeur de survie. Dépendant des stimuli fournis par l'environnement il est adapté (il établit des liens affectifs).

L'instinct destructeur ressenti comme une réponse à un déplaisir ou une répulsion (attitude réactionnelle) n'est que le comportement dans ce qu'il a de moteur.

Il est lié à l'élément effecteur explicite du schème réceptivo effecteur. Il est catabolique. Cependant l'ensemble effecteur peut être activé par des stimuli internes ou des excitations intrinsèques, indépendantes de l'environnement, il apparaît alors non-adapté.

Cette dissociation de l'arc réflexe schématique en ses deux composantes est sans doute moins arbitraire qu'elle ne paraît. Certes il est peu de réactions où les deux éléments ne fonctionnent conjointement de façon explicite ou implicite, et c'est ce qui explique le fait clinique qu'aucun des instincts n'existe isolément. Cependant la complexité même des relais interposés entre neurone sensitif et moteur, l'existence d'excitation intrinsèques provenant de centres autonomes innés ou acquis (circuits reverbérants) autorise en quelque sorte cette dissociation théorique.

Nous avons donc à considérer, du point de vue neurophysiologique, non pas un ou des instincts, mais des systèmes réceptivo effecteurs. Les éléments effecteurs sont dans une certaine mesure indépendants des récepteurs qui les activent normalement.

En effet, normalement, les excitations initiales venant à la fois des stimuli sensoriels provenant du monde extérieur, des stimuli internes, des déficits organiques activent des schèmes effecteurs ayant une certaine valeur fonctionnelle. Mais l'acheminement des excitations peut se faire vers des schèmes moteurs ayant une valeur fonctionnelle différente. Ces déplacements se produisent lorsque les centres moteurs qui devraient fonctionner sont inhibés. On peut supposer que ces blocages, donc ces déplacements, sont provoqués par des excitations externes (par exemple sensations désagréables) ou des excitations internes (« souvenirs » de sensations désagréables) ayant des valeurs dites négatives. Les contractions musculaires avec lesquelles se termine le schème consomment (avec les mécanismes de régulation thermique) l'énergie provenant des réserves de l'organisme (catabolisme). Mais en même temps elles sont à l'origine de sensations ayant une valeur dite positive, plaisir, moindre déplaisir, suppression d'un déplaisir (satisfaction d'un besoin), contribuant ainsi, soit à la reconstitution des réserves de l'organisme (anabolisme) soit

à la conservation de l'espèce. Ici s'introduit la notion adaptative de valeur de survie, qui du fait de la sélection, fait coïncider statistiquement la série des valeurs déplaisir-plaisir (comportements dits négatifs et positifs) avec la série des valeurs dangereuses-utiles.

Une telle explication du comportement semble valable pour l' « animal » humain, pourvu de mémoire, mais incapable de s'échapper de la situation actuelle grâce au jeu des images. C'est en effet la fonction imaginaire qui permet à l'homme « humain » de résoudre les problèmes que l'animal est incapable de résoudre. Lorsque ces images auront dans le langage acquis la valeur de signes, elles prendront une valeur sociale de communication.

Mais nous pouvons essayer de comprendre les vicissitudes des fantasmes et des mots hors de la situation, suivant le modèle des excitations nerveuses dans la situation (1). Il est raisonnable de penser que les images visuelles, auditives, kinesthésiques, tactiles, qu'elles soient symboliques ou non cheminent le long de trajets nerveux, comme le font les sensations visuelles auditives, kinesthésiques, tactiles, c'est-à-dire sous forme de modulation de fréquence de l'influx nerveux. Nous savons de plus que des images verbales ou non verbales comportent souvent, au moins des potentiels d'actions, le long des voies motrices correspondant à l'image. Nous savons encore, que facilitation, excitation, inhibition, résument en quelque sorte les propriétés de la substance nerveuse isolée. Nous sommes donc autorisés à penser que les déplacements et les blocages, qui nous semblent une façon globale de désigner certaines transmissions synaptiques complexes, où interviennent excitation, inhibition, facilitation, puissent se produire aussi bien sur les influx nerveux qui « véhiculent » les images (hors de la situation) que sur ceux qui « véhiculent » les perceptions (dans la situation).

Mais rien ne s'oppose à ce qu'on considère les images sensorielles ou verbales comme étant elles-mêmes des déplacements d'influx dont la décharge motrice explicite est bloquée, encore que certains passages puissent se faire sous forme de potentiels d'actions décelables. Ainsi, malgré les lacunes de la neurophysiologie, on peut pressentir le moment où le modèle neurophysiologique sera assez souple pour permettre de saisir un étroit parallélisme entre les faits cliniques de la psychanalyse et le jeu des interactions nerveuses.

Ajoutons que dans une telle conception, l'apprentissage, l'acquis joue un rôle considérable, alors que la part de l'instinct, de l'inné est presque restreinte à l'héritage de structures surtout nerveuses. Est-ce étonnant chez l'homme où l'imaginaire et le social semblent au premier abord constituer le tout de l'homme?

(1) FREUD (1923) : La défense contre le danger interne s'effectue sur le modèle de la défense contre le danger externe.

DISCUSSION GÉNÉRALE

LE PROBLÈME ÉPISTÉMOLOGIQUE

Tentons maintenant de dégager un point de vue général de la discussion que nous vous présentons et du schéma explicatif que nous vous proposons. Nous pensons le trouver dans une communication récente de François Bresson à la Société de Psychologie et qui a pour titre : *L'Utilisation des modèles théoriques en Psychologie.* Bresson préoccupé par l'épistémologie de la psychologie en général, comme nous le sommes par celle de la psychanalyse en particulier, pose le problème dans son ensemble. Un modèle dit-il, doit comprendre des définitions qui posent les objets utilisés et leurs relations fondamentales ou structure, un système d'opérations que l'on peut effectuer sur les objets : ceci constitue la syntaxe du modèle. D'autre part un ensemble de définitions sémantiques fait correspondre les objets du premier modèle à des données de fait.

Il distingue ensuite des modèles implicites qui se réfèrent au système privilégié que constitue le corps humain et son activité. Des modèles explicites formalisés de trois sortes : 1° Réductifs, c'est-à-dire qu'ils font appel aux modèles établis par d'autres sciences (physique, physiologie) ; 2° Homogènes, ils sont construits à l'intérieur de la psychologie elle-même ; 3° Formels, ils recherchent dans une théorie mathématique une technique d'analyse et une syntaxe. Lorsque nous vous avons montré la phénoménologie de l'expérience analytique, nous vous avons en quelque sorte présenté les données de fait.

La théorie freudienne classique même remaniée par Hartmann et ses collaborateurs apparaît comme un effort pour constituer un modèle homogène dans le champ psychologique qui est le sien. Mais la confusion entre vécu (désir subjectif) et tendance (comportement objectif d'origine organique) implique une tentative de réduction à un modèle physiologique. Mais comme la psychanalyse ne peut atteindre l'organique, elle ne fait qu'employer une terminologie physiologique, biologique dit Freud, pour désigner des faits subjectifs (d'où les termes de tension, défense, libido, etc...). De sorte que les références physiologiques ne font que systématiser des intuitions courantes.

C'est pourquoi il nous semble logique de procéder comme nous l'avons fait, de décrire un modèle psychanalytique sur le modèle classique. Si nous supprimons toute référence physiologique, nous aurons alors un modèle réellement homogène, mais homogène à l'expérience vécue seule, et en fait nous obtenons un modèle du type implicite, mais si l'on peut dire explicité. Les défauts de ce modèle sont bien évidents, nous y trouvons, comme le montre Bresson, toutes sortes de références au système privilégié que constitue le corps humain et son activité. Nous y voyons coïncider les expériences privilégiées et les structures à étudier. Même si l'on soutient abusivement qu'on ne « comprend » pas

son malade, qu'on se contente de l'expliquer, ces explications ayant été vécues, nous aboutissons en fait à l'utilisation implicite de ce modèle qu'est notre propre conduite, et c'est notre expérience non formalisée qui est le fondement de notre intuition.

Il reste cependant que la situation est assez constante, les variables en sont assez contrôlables et explicitables pour que l'on puisse classer et prédire des comportements. Ce seul fait nous autorise à parler de modèle homogène, mais dans lequel le choix des réponses et des variables utilisés implique un modèle théorique préalable, qui est celui de l'expérience vécue elle-même. Mais d'autre part nous nous sommes efforcés de montrer à propos de la théorie des instincts qu'au modèle psychanalytique classique on pouvait à condition de résoudre certaines contradictions, sans toucher à ses concepts fondamentaux, faire correspondre point par point un modèle neurophysiologique tel qu'il apparaît dans la théorie des instincts de Tinbergen. Nous avons donc en fait cru fournir à la psychanalyse un modèle réductif avec les avantages qu'il comporte, objectivité qui respecte l'unité des sciences, prestige des sciences exactes, et ses limitations; en fait ce n'est pas autre chose qu'une tentative de démonstration de la non-contradiction entre deux niveaux d'analyse (Bresson) (1). Nous avons vu que Sherrington se refusait à aller plus loin.

Mais qu'on ne nous objecte pas le caractère spécifique de la conduite humaine, l'invention, le but, l'existence de niveaux différents d'adaptabilité, pour nier qu'on puisse utiliser pour l'homme un modèle neurophysiologique. On peut faire l'analyse de conduites d'invention sur le plan psychologique avec l'aide de modèles physiologiques sans contredire le postulat de l'unité de l'organisme. La possibilité théorique de construire un automate général (capable deconstruire un automate plus complexe que lui-même) (Turing, von Neumann), nous montre qu'il n'est pas contradictoire de rechercher un modèle physiologique d'un système ouvert de conduite. Mais en fait les automates sont des modèles formels et axiomatisés, ils appartiennent à la troisième catégorie celle des modèles formels et ce qui nous manque dit Von Neumann (1951) c'est surtout une théorie logicomathématique adaptée à la complexité des interactions qui réagissent la conduite (Bresson).

En somme cette façon de poser le problème nous permet de conclure tout d'abord que l'interprétation que nous proposons de la théorie psychanalytique des instincts n'est qu'une interprétation de la théorie psychanalytique du comportement. Ensuite elle n'est pas la seule possible. Nous croyons avoir montré que le modèle classique était un modèle homogène se référant implicitement à l'intuition de l'événement vécu. Mais on pourrait proposer aussi bien un modèle philosophique, existentialiste par exemple, ou un modèle linguistique pour décrire et coordonner les faits donnés par l'expérience analytique, mais ceux-ci comme le modèle classique se réfèrent en dernière analyse eux

(1) Cf. McCullogh (1952) « Les questions concernant l'anatomie et la physiologie du système nerveux » sont « des recherches concernant les formes *a priori* et les limitations de la connaissance et de la volonté déterminées par la structure du système nerveux et par les modes d'activités de ses éléments.

aussi à l'intuition de l'événement vécu. Au contraire, le modèle neurophysiologique proposé, modèle réductif nous permet de montrer que l'expérience psychanalytique n'est pas contradictoire avec la science objective.

LA CRITIQUE DE SA THÉORIE DES INSTINCTS PAR FREUD

Il est intéressant de remarquer que Freud n'a pas été dupe de lui-même, il a critiqué sa propre théorie des instincts. Si l'on rappelle ce qu'il avait écrit de la projection chez le superstitieux, Freud (1904) : « C'est parce que le superstitieux ne sait rien de la motivation de ses propres actions accidentelles et parce que cette motivation cherche à s'imposer à sa reconnaissance qu'il est obligé de la déplacer en la situant dans le monde extérieur. Si ce rapport existe il est peu probable qu'il soit limité à ce seul cas. Je pense en effet que pour une bonne part la conception mythologique du monde qui anime jusqu'aux religions les plus modernes n'est autre chose qu'une psychologie projetée dans le monde extérieur. L'obscure connaissance des facteurs et faits psychiques de l'inconscient (.....) se reflète (.....) dans la construction d'une réalité infrasensible que la science retransforme en une psychologie de l'inconscient », on comprend mieux le sens véritable des lignes suivantes écrites environ trente ans plus tard Freud (1933) : « La théorie des instincts est pour ainsi dire notre mythologie. Les instincts sont des êtres mythiques superbes dans leur indétermination. Dans notre travail nous ne pouvons les négliger un instant, et cependant, nous ne sommes jamais sûrs de les voir avec clarté ».

Ainsi, si les instincts apparaissent d'une part comme des concepts surtout pratiques et d'autre part, s'ils sont une projection de nos propres sentiments inconscients, ils nous renvoient à l'événement vécu, au cadre de référence intuitif mais, après prise de conscience.

CONCLUSION

Dans sa relation avec la biologie telle que nous l'avons exposée, la psychanalyse reçoit en fait bien plus qu'elle ne donne. C'est dans la biologie qu'elle trouve l'opposition entre facteurs internes et facteurs externes, les conflits de stimuli se traduisant par des comportements externes, les activités « à vide » véritables comportements fantasmatiques, la conception du système nerveux intrinsèquement actif et normalement inhibé, dont l'inhibition est levée par un stimulus adéquat, la distinction du comportement d'appétition (la tendance) et de l'acte consommatoire (le but), l'inhibition réciproque des différents instincts, les activités de déplacement et leur utilisation sociale (ritualisation), la localisation de l'apprentissage à certaines périodes critiques, le

fait aussi que le comportement de combat apparaît au service d'autres instincts, reproduction, prédation, accessoirement défense, et non pas comme un instinct propre. Mais est-il sûr que la psychanalyse ne puisse rien apporter à la biologie de l'homme?

LE PROBLÈME DE L'INNÉ ET DE L'ACQUIS

On peut d'abord se demander si la psychanalyse n'a pas pris position à propos du grand problème de l'inné et de l'acquis. La psychanalyse, c'est-à-dire Freud, a mis l'accent tantôt sur la constitution (sur les instincts) tantôt sur l'appris (sur le Moi) ou suivant les époques tantôt sur l'organisme (inné) et tantôt sur l'environnement (source d'apprentissage). Freud a cru en (1923) résoudre le problème en distinguant dans l'homme un Ça hérité et un Moi qui s'est différencié du Ça sous l'influence de la réalité. Mais cela ne serait une distinction solide que si notre nature animale était une fois donnée, et représentait réellement ce qui est inné en nous, et si le système de nos actions n'était composé que d'actions apprises, mais pour pouvoir affirmer d'un comportement qu'il est inné il faut longuement expérimenter et de plus les actions apprises ne peuvent que se couler dans le moule d'un système neuro musculaire inné. M. von Fritsh: Nous a dit ici même que l'apprentissage n'est possible que dans la voie d'une tradition innée. *La nature limite la culture, la culture actualise la nature* dirons-nons. Il n'est pas d'impulsion sans action, ni d'action sans impulsion. Le système d'action est un système perception-action (Freud l'a bien vu). Les perceptions sont-elles innées ou apprises? Les impulsions d'origine centrale sont-elles innées ou apprises? La fonction imaginaire et symbolique constitue un écran déformant. Mais est-elle entièrement apprise? Il fallait au moins une aptitude à imaginer, à parler. Certains comportements sont conscients d'autres non, sans que les uns soient appris et les autres innés. Des excitations internes peuvent être conscientes, des excitations externes inconscientes. La distinction du Ça et du Moi est commode pour la pratique mais le Ça est plus que l'inné. Il se superpose à l'inconscient, mais celui-ci n'est pas tout le Ça. Freud insiste plusieurs fois sur le fait que le niveau de pensée dans le rêve est inférieur au niveau symbolique verbal, la pensée y est faite d'images concrètes, mais rien ne dit que cette pensée par images soit innée, ni qu'il faille l'attribuer au Ça.

Le Moi (et le Surmoi) sont appris en principe. Lorsque Freud (1926) a rattaché l'angoisse au Moi et non au Ça il a posé que l'angoisse était apprise et non pas innée. L'angoisse est un signal de danger. Mais la représentation correspondante à ce danger est inconsciente (oubliée) Freud nie formellement que l'angoisse soit la reproduction de l'angoisse de la naissance. Il admet seulement que les réactions physiologiques (émotionnelles) de la naissance constituent une forme physiologique qui donnera ses caractéristiques somatiques à l'angoisse.

Si donc l'angoisse est apprise sa forme est peut-être innée. D'ailleurs il y a certainement dans le Moi bien des éléments innés ; le choix des mécanismes

de défense préférés se fait peut-être d'après certaines facilitations innées. Freud (1937) a bien vu toute la difficulté du problème. Si, dit-il, comme il est probable, certaines particularités du Moi sont déterminées par l'hérédité (1) la distinction Moi-Ça perd beaucoup de sa valeur. « Nous touchons au phénomène ultime, le comportement des instincts primaires, leur distribution, fusion et défusion, et qu'on ne peut penser appartenir plus au Ça qu'au Moi ou au Surmoi ». C'est dire qu'il n'est pas de distinction biologique ou réelle, mais seulement clinique entre les trois entités.

Que reste-t-il donc d'inné? Des tendances qui se réduisent à Agressivité et Libido dont nous avons vu qu'elles sont probablement la transposition d'attitudes effectrices et réceptrices ; tout de suite après la naissance, les relations avec autrui, différentes suivant les cultures les transforment en une série d'attitudes apprises certes mais irréversibles (2). Et c'est souvent l'erreur du psychanalyste qu'il confond l'irréversible avec l'inné.

LE PROBLÈME DE L'INTERACTION DE L'OBSERVATEUR ET DU PHÉNOMÈNE

Peut-être la contribution la plus importante que la psychanalyse apporte à la biologie se situe-t-elle assez loin du problème des instincts : encore s'agit-il d'une contribution qu'apporte la pratique et non la théorie psychanalytique. Je veux parler du problème de l'interaction de l'observateur et du phénomène, ici de l'expérimentateur et du sujet.

Les psychanalystes parlent de transfert et de contretransfert ; si on traduit ces mots en langage de tous les jours, on dira qu'à chaque instant le psychanalyste s'aperçoit que son attitude est à l'origine du comportement de ses malades. Il suffit par exemple d'interpréter certains comportements pour que ces comportements paraissent privilégiés au malade : suivant les cas il insistera sur eux ou les supprimera. Il suffit de ne pas interpréter certains comportements pour que le malade se lasse de les vivre ou plus rarement insiste sur eux aussi longtemps qu'il le peut. On peut par exemple faire rêver ou non un malade suivant qu'on s'intéresse ou non à ses rêves. Il suffit, en principe, de s'intéresser à tous les comportements d'un malade pour obtenir un tableau complet de son activité. En fait c'est exactement en cela que consiste l'attitude neutre du psychanalyste, donner au malade l'impression que tout de lui intéresse le psychanalyste : souvenirs, transferts, rêves, activité quotidienne. Inversement le silence apparaît comme une attitude de rejet avant d'apparaître ce qu'il est réellement, une attitude de permission.

(1) Certains travaux psychanalytiques, par exemple ceux de M. E. Fries et P. J. Woolf (1953) parmi bien d'autres tentent d'établir une corrélation entre les types d'activité congénitaux et les mécanismes de défense du moi employés ultérieurement. Mais ces types d'activité sont-ils génétiquement hérités, ou congénitaux?

(2) L'existence de périodes critiques de l'apprentissage Tinbergen (1951) nous aide à mieux comprendre le mécanisme de ces apprentissages irréversibles.

D'autre part, le psychanalyste lorsqu'il voit apparaître un comportement imprévu doit être capable d'appréhender la situation toute entière y compris lui-même, et se demander s'il n'a pas provoqué ce comportement par une attitude inconsciente et savoir analyser ses propres réactions qui peuvent être à l'origine du comportement du sujet.

Il me semble que les biologistes qui étudient certains vertébrés supérieurs, surtout des mammifères se trouvent en face du même problème. Leurs propres attitudes envers des animaux comme le singe et surtout le chien, se reflètent dans les comportements de ces animaux. C'est ici, je pense une variable qui doit être soigneusement contrôlée. Dans les travaux de Pavlov par exemple (j'avoue que je n'ai eu sous les yeux que des travaux déjà anciens) c'est me semble-t-il une lacune, que nous ignorions les relations émotionnelles précises de l'expérimentateur et du chien, hors de la situation expérimentale seule décrite avec précision.

C'est sans doute, un très grand avantage pour les naturalistes qui étudient les animaux dans la nature (*field naturalists*) que cette relation animal-homme soit supprimée et qu'elle soit remplacée par la relation animal-animal, autrement dit la relation sociale de l'animal. Et ce sont ces comportements sociaux qui sont pour nous particulièrement instructifs. Nous avons nous-mêmes soutenu qu'on risque de s'égarer en comparant le nourrisson qui apprend le monde extérieur avec un rat qui apprend un labyrinthe dans un laboratoire. Il faut le comparer au jeune animal qui en liberté apprend le monde extérieur. L'expérience de laboratoire ne fait que préciser un aspect étroit du comportement. Un rat dans un labyrinthe n'apprend que le milieu physique. Un jeune oiseau ou un mammifère, comme l'enfant, apprend un milieu social d'abord, physique ensuite. La différence de l'animal à l'enfant n'est que quantitative. Le jeune animal subit cet apprentissage pendant un temps relativement court, et dans un état d'impuissance souvent très relative. L'enfant le subit pendant très longtemps, et au début dans un état d'impuissance totale.

THÉORIE SCIENTIFIQUE ET PERSONNALITÉ DU SAVANT

Enfin ce n'est pas un psychanalyste, c'est A. Binet (1895) qui se demandait si une théorie scientifique n'exprimait pas en quelque sorte la personnalité psychologique du savant (1). Il est certain que les généralisations trop promptes sont souvent dues à des attitudes émotionnelles. Ainsi du problème de la nature et de la culture. Dans son travail M. Pastore (1949) a montré que parmi vingt-quatre savants s'occupant de recherches surtout biologiques et sociologiques, douze étaient partisans de la primauté de l'innéité, onze d'entre ceux-ci étaient

(1) « Il reste maintenant croyons-nous pour les philosophes (psychologues) à démontrer le mécanisme de ces théories, à mettre en lumière leurs caractères psychologiques et logiques, les analogies conscientes ou non qui leur servent de base. »

d'opinion politique « conservatrice », douze étaient partisans de la primauté de l'acquis, onze d'entre ceux-ci étaient d'opinion politique « radicale». La psychanalyse peut peut-être pousser plus loin son explication, hypothétique tant que le savant n'est pas en analyse, ou plutôt ses explications car une même attitude peut s'expliquer par des mécanismes bien différents. On *croit* à l'hérédité parce que l'on désire attribuer à ses parents toute la responsabilité de ce qu'on est sans en assumer soi-même la responsabilité, et sans les rendre eux-mêmes responsables (ce qui est peut-être provoqué par un sentiment profond de culpabilité et le désir d'y échapper et cette culpabilité peut être due aussi bien à l'hostilité qu'à l'amour) mais aussi parce qu'on désire être comme eux, parce qu'il n'y a rien de mieux qu'eux ou de comparable à eux (mais cette admiration peut être parfaitement sincère ou recouvrir une hostilité ou un mépris coupable). On *croit* au milieu parce qu'on désire lutter contre lui activement, ou se faire modeler par lui passivement, l'une ou l'autre de ces attitudes pouvant recouvrir une attitude profonde inverse.

Mais tout de même quelques-uns sont capables par leur goût de la vérité, par la puissance de leur intelligence, de surmonter ces difficultés, de ne pas *croire* mais de conclure en partant de faits vérifiés, et en tenant compte de tous les faits connus. Dira-t-on de ceux-ci qu'ils sont libérés de leurs désirs infantiles? non pas, mais c'est un désir infantile (curiosité) dont la transposition est devenue une valeur : la recherche de la vérité. Encore que la croyance qu'il existe une Vérité soit peut-être le reliquat d'un désir infantile.

BIBLIOGRAPHIE

1953. BENASSY (M.). — Théorie des Instincts. *Rev. Fran. Psychan.*, vol. 17, p. 1-78.

1895. BINET (A.). — *Année Psychol.*, p. 531.

1954. BRESSON (F.). — Utilisation des modèles théoriques en Psychol. (communication) *Soc. de Psychologie* à Paris (à paraître).

1904. FREUD (S.). — *Psychopathologie de la vie quotidienne*. Trad. Jankelevitch. Paris, Payot 1948. — 1910. Psychogenic visual disturbance according to Psychoanalytical conceptions. *Coll. Pap.*, 11-105 London 1950. Hogart Press. — 1910. *Les pulsions et leurs destins*, in *Metapsychologie* trad. M. Bonaparte et Berman. Paris, Gallimard, 1940. — 1920. *Beyond the pleasure principle* new transl. by J. Strachey, London 1950. Hogarth Press. — 1922. Psychoanalysis *Coll. Pap.*, V. 107. — 1923. *The Ego and the Id*. transl. J. Rivière, 6 th ed London 1950. Hogarth Press. — 1924. The Economic Problem in Masochism *Coll. Pap.*, 11-255. — 1925. Negation. *Coll. Pap.* V. 181. — 1926. *Inhibitions, Symptômes and anxiety* transl. A. Strachey, 3e éd., London, 1949. Hogarth Press. — 1933. *Nouvelles conférences sur la Psychanalyse*, trad. A. Berman. Gallimard, Paris, 1936. — 1937. Analysis terminable and interminable *Coll. Pap.* V-316. — 1946. *Abrégé de Psychanalyse*, trad. A. Berman, Paris, PUF, 1949.

1953. FRIES (M. E.) et WOOLF (P. J.). — Some hypothèses on the role of the congenital activity type in personality development. *Psychoanalytical Study of the child*. Vol. VIII. Imago Publiding Co London.

1949. HARTMANN (M.), KRIS (E.), et LOEWENSTEIN (R. M.). — Notes on the Theory of Agression *Psychoanalytical Study of the Child* Vol. III, IV. Imago Lond.

1953. JONES (E.). — *Sigmund Frend. Life and Work*. Vol. 1, London Hogarth Press.

1951. LAGACHE (D.). — Quelques aspects du transfert. *Rev. Fran. Psychan.*, 15, p. 407-424.

1938. LASHLEY (K. S.). — Experimental analysis of Instinctive Behaviour *Psych. Rev.* Vol. 45, p. 445-471. — 1951. Discussion in *Cerebral Mechanisms in Behaviour.* Jeffress édit., New-York, J. Wiley.
1938. LORENTE DE MO. — Analysis of the activity of the chains of the internuncial-neurons. *J. of Neurophysiol.*, vol. 1, p. 207-244.
1952. MC CULLOCH (W. S.). — *Finality and Form.* Charles Thomas, Sringfield, Ill. U. S. A.
1951. VON NEUMAN. — The general and Logical theory of Automata *in Cerebral Mechanisms, in Behaviour.* Jeffress édit., New-York, J. Wiley.
1954. PAILLARD (J.). — Communication Société de Psychologie, Paris (à paraître).
1949 PASTORE (M.). — *The nature nurture controversy.* King's Crown Press. Columbia University N.-Y.
1933. SHERRINGTON (C. S.). — *Brain and its Mechanism.* Cité par S. F. FULTON *Functionnal localisation in the frontal lobes and cerebellum,* Oxford, Clarendon Press.
1951. TINBERGEN (N.). — *The study of instincts.* Oxford. Clarendon Press.
1938. WOODWORTH (R. S.). — *Experimental Psychology,* New-York, Holt.

DISCUSSION

R. RUYER. — Des remarques que je voudrais faire sur le bel exposé du Dr. Bénassy, la première seule est une critique.

1° En substituant à l'opposition de Freud : « Eros, Thanatos », l'opposition « Confort du corps — Pulsion active », ou « Passivité — Activité » M. le Dr. Bénassy améliore certainement la théorie psychanalytique. Mais la théorie freudienne est, sur ce point, tellement spéculative, tellement confuse, qu'il est dommage de la prendre comme point de départ, même d'une amélioration. Il faut qu'il y ait au moins deux instincts pour qu'il y ait conflit. Soit. Mais pourquoi deux seulement? Et pourquoi ces deux-là? Le chat de Massermann, qui doit choisir entre une secousse électrique et la faim, est tiraillé entre deux « inconforts du corps ».

2° Vous voulez donner un statut plus scientifique aux conceptions de Freud, un peu trop mythologiques d'allure, en les rapprochant de la physiologie du système nerveux ou du moins des schémas semi-physiologiques de Tinbergen. Est-ce possible? Parler d'« images véhiculées », même avec des précautions oratoires, n'est guère heureux.

Par contre, il me semble possible de rapprocher la conception générale du développement d'un instinct chez Freud, de ce qui ressort du développement d'un « Instinct formatif », du développement organique en général. Les lois de la tératologie semblent analogues en biologie et en psychologie. La plupart des monstruosités sont des « fixations » (phocomélie, organes pairs fusionnés, etc...). De même l'instinct sexuel, qui est normalement une synthèse de diverses composantes, peut rester non intégré. A l'expression d'ailleurs contestable de Freud : l'enfant est un « pervers polymorphe », pourrait répondre : « l'embryon est un monstre polymorphe ». Dans les deux cas également, le « moment » est essentiel pour une fixation irrévocable.

3° La théorie de la « Prägung » ou « imprinting » pourrait donner lieu à une confirmation intéressante de la thèse des psychanalistes sur l'extrême importance des impressions infantiles — d'autant plus intéressante que cette thèse est contestée par l'école américaine « actualiste » (K. Lewin, K. Horney) qui rattache les névroses à la situation actuelle du malade et non à son passé, impulsivement répété.

Le Chouca ou l'Oie de Lorenz, « fixé » à l'homme plutôt qu'à un congénère, le dindon qui ne pouvait être inspiré sexuellement que par une tortue — pourraient servir de prototype pour une « passion malheureuse ou morbide ». Comme dans la chanson : « Ce n'est pas qu'il est beau..... mais je l'aime ».

La biologie, tout en soulignant, dans certaines perversions, le rôle des hormones, confirme ainsi le rôle, depuis longtemps reconnu par les psychanalystes, des fixations infantiles.

P. BÉNASSY. — 1° Je ne crois pas du tout avoir amélioré la théorie psychanalytique, comme le dit trop aimablement M. Ruyer, en substituant à la dualité Eros-Thanatos, la dualité Passivité-Activité. En fait, je me suis efforcé d'une part, de traduire le langage technique quelque peu hermétique des psychanalystes en un langage accessible à tous les hommes de science, d'autre part, de montrer que le modèle psychanalytique théorique, modèle intuitif implicite n'était pas contradictoire avec le modèle physiologique réductif pourvu qu'on accepte de dissocier le phénomène physico-chimique et l'événement vécu (si amélioration il y a, c'est sur ce point précis qu'elle porte).

Vous me demandez pourquoi deux instincts seulement? Par besoin de simplification, de généralisation. Ne pouvant tendre vers l'un, puisqu'une théorie du conflit exige une dualité, le psychanalyste s'arrête à deux. Mais je vous concède volontiers qu'on peut utiliser un nombre quelconque d'Instinct. Voyez par exemple Mc Dougall, Murray. Il suffit même d'imaginer un organisme dans une situation quelconque et un comportement quelconque dans cette situation pour en faire un instinct : instinct de se moucher, de jouer avec de la monnaie dans sa poche, ou comme Lorenz cité par Tinbergen, instinct de se caresser la moustache même quand elle est rasée. Mais par ce même besoin de simplification ou de classification, Lorenz n'en fait qu'un acte instinctif et non pas un instinct et le rattache à un instinct plus général celui des soins de la surface du corps.

Pourquoi ces deux-là? Si vous prenez la classification des Instincts de Tinbergen, vous y verrez que les Instincts sont classés suivant les grandes fonctions physiologiques. Je me suis arrêté à une classification plus générale encore, celle de Réception, Effection, parce que la perspective dans laquelle je me place est celle de la psychologie c'est-à-dire du comportement de l'organisme considéré comme un tout (H. Piéron). Dans l'exposé du modèle neurophysiologique, je suis parti de l'opposition Passivité-Activité parce qu'on la trouve dans Freud et qu'elle correspond exactement à l'opposition Réception-Effection, l'organisme étant conçu comme recevant des informations du monde extérieur et réagissant à ces informations soit par des activités explicites (mouvements) soit par des activités implicites (régulation). Ces régulations apparaissent à la fois (ou tantôt) comme des comportements implicites lors-

qu'elles succèdent à une information, ou comme des incitations lorsqu'elles provoquent un comportement explicite. Il est absurde de parler d'un instinct effecteur ou d'un instinct récepteur. Mais si l'on considère les événements vécus par le sujet (c'est ici que se place le saut dans l'humain) on peut dire que celui-ci discerne en lui-même une tendance à rechercher les plaisirs actuels ou anticipés, qui accompagnent certaines effections ou réceptions. C'est en ce sens seulement qu'on peut parler de tendance à l'activité ou à la passivité.

Quant à l'exemple du Chat de Masserman, il faudrait analyser en détail les films de l'auteur pour comprendre la signification précise de son comportement, peut-être moins simple que ne le veut Masserman. J'aurais préféré que vous citiez le Rat de Brown et Miller qui ont spécialement étudié le conflit, et qui dans la ligne de Hull ont tracé d'intéressants diagrammes de tendances en conflit. Mais quel que soit l'animal en question il se trouve en conflit entre une tendance à une activité (manger ou boire) motivé par un stimulus interne résultant de la mise en jeu d'une régulation (la faim ou la soif) et, pas exactement un stimulus externe, signal de danger (le jet d'air ou la secousse électrique) comme on l'a souvent dit, mais plus précisément la mémoire de la sensation désagréable, en fait une représentation à laquelle nous attachons la valeur de crainte en faisant intervenir nos propres événements vécus. Le conflit naît entre activité, effection (manger) et passivité, réception (souffrir).

2° L'expression « image véhiculée » est sans doute choquante mais surtout parce qu'elle est elliptique. Je veux dire que la neurophysiologie nous montre que toute image vécue par un sujet coïncide dans le temps et dans l'espace avec des modulations de fréquence des courants d'action. Quant à la précaution oratoire représentée par les guillemets, elle souligne seulement qu'on n'a pas le droit scientifique de dire que l'image vécue est une modulation de fréquence.

Il est intéressant en effet de rapprocher, comme l'a fait M. Ruyer, les névroses-perversions des anomalies tératologiques et de montrer que les unes et les autres supposent une fixation à un stade que l'individu « normal » dépasse, mais je ne pense pas qu'on puisse y voir autre chose qu'une métaphore heureuse. Car, si dans les deux cas on met bien l'accent sur l'aspect historique, il reste que dans la névrose-perversion, on met, de plus, en évidence un aspect dynamique. Dans la perversion, il y a bien une fixation infantile, mais c'est un passé vers lequel l'enfant s'est dirigé lorsque son milieu actuel lui a refusé des satisfactions substitutives et l'adulte continue à se réfugier compulsivement dans le passé.

3° Je suis entièrement d'accord avec M. Ruyer sur l'importance des périodes critiques de l'apprentissage. Je sais bien que les notions de fixation et de régression qui sont voisines bien que quelque peu différentes ont été contestées sans preuve expérimentale et pour des raisons théoriques par Kurt Lewin et son école. Mais les expériences de Miller sur la régression semblent avoir montré à n'en pas douter, que dans des conflits identiques (Miller dit : sous l'influence de la frustration) des animaux ayant des passés différents se comportent différemment. D'ailleurs, dans ses tout derniers écrits, avant sa mort, Kurt Lewin lui-même semble admettre le rôle des circonstances historiques.

En terminant, j'ajouterai que le rôle des hormones dans l'homosexualité en particulier est infiniment moins précis qu'on ne le conçoit souvent. M. Klein, en particulier, nous a montré qu'on trouvait chez certains homosexuels de fortes doses de 17 cetosterones et il a entièrement raison lorsqu'il attache autant d'importance au système nerveux qu'au système hormonal si tant est que l'on ait le droit de les séparer sinon pour des commodités d'exposé. En tous cas, c'est un exemple de plus du rôle primordial du cortex dont l'importance physiologique croît au fur et à mesure qu'on s'élève dans l'échelle animale jusqu'à devenir chez l'Homme si considérable qu'on a quelquefois tendance à oublier qu'il n'est pas tout.

J. HALDANE. — Je crois que les biologistes critiquent la psychanalyse non pas pour sa pratique mais pour son vocabulaire, qu'ils trouvent assez mythologique. Il nous sera donc peut-être utile de considérer l'origine de notre vocabulaire normal. Si Homère veut décrire la motivation d'un héros qui se comporte anormalement, il peut parler d'un dieu qui lui donne le courage ou la peur, ou bien il peut l'attribuer au cœur ou au diaphragme du héros. Mon Collègue, le Professeur T. B. L. Webster, (1) étudie actuellement l'origine des mots abstraits du Grec. Il trouve que tous les mots psychologiques ont une origine anatomique. Même NOUS (raison) dérive de « reniflement », et est, peut-être, comparable à « nez ». Or, dans le cours de deux siècles, ces notions primitives ont cristallisé dans le vocabulaire psychologique d'Aristote, que l'on emploie encore surtout dans les milieux cléricaux. Je ne reproche pas donc trop à Freud d'avoir employé des phrases assez naïves et grossières. Je crois que nos descendants employeront des phrases tirées de l'anatomie du cerveau et surtout du tronc cérébral. Mais le vocabulaire de Freud peut avoir une valeur au moins provisoire.

P. BÉNASSY. — Je remercie M. Haldane des exemples qu'il a bien voulu me donner. M. Guillaume a déjà rappelé avec quelles fréquences le langage de tous les jours fait appel au modèle intuitif humain. On dit la tête d'un clou, le pied d'une table, la bouche d'un égout. La bouteille apparaît vraiment antropomorphique, elle a un goulot, un col, une panse, un cul.

M. KLEIN. — Je voudrais abonder au maximum dans le sens des données exprimées à l'instant par M. Haldane. Je voudrais mettre en garde M. Ruyer contre les dangers de la comparaison entre psychologie et embryologie, l'exemple du bec de lièvre est scabreux; une malformation définie pouvant reconnaître des causes différentes comme l'ont montré récemment les travaux brillants de A. Giroud. La notion de fixation demande un examen critique

(1) T. B. L. WEBSTER (1953) « Language and Thought in Ancient Greece » *Manchester Memoirs*, 94, 1938 et autres études sous presse.

sérieux comme l'indique maint passage de l'ouvrage de Goldstein sur la Structure de l'Organisme. J'ai été enchanté de voir cité par M. Bénassy le livre de Pastore fait remarquable et qui met bien en évidence la personnalité du savant dans le travail scientifique. Il aurait fallu, ici, citer aussi les travaux de M. Bachelard sur l'analyse psychologique du travail scientifique. Pour ce qui est de la projection de l'humain dans le scientifique, il n'y a qu'à se reporter à un passage célèbre de l'Ethique de Spinoza.

P. BÉNASSY. — Il m'est difficile de répondre à M. Klein dont les critiques apparaissent surtout comme des approbations. Je ferai seulement remarquer qu'il est quelquefois dangereux de se fier à l'étymologie. Ainsi par exemple du mot instinct. Si l'on acceptait l'étymologie, le colloque serait sans objet, le problème d'instinct serait résolu puisque, si j'en crois le dictionnaire de M. Lalande, la racine d'instinct est un mot dont le sens général est *piquer*, et que stimulus et instinct ont même origine.

D'autre part, la « fixation » dans le sens psychanalytique n'est pas strictement un arrêt, en tous cas pas un arrêt absolu mais un arrêt partiel. Quant au conflit, il est bien certain que Freud ne l'a pas inventé; mais il l'a mis au centre de la vie psychique, surtout il s'est opposé à la conception de Janet, qui expliquait les phénomènes en faisant appel à des états, des niveaux de personnalité.

Mais Freud savait fort bien qu'il avait été précédé au moins par les philosophes grecs présocratiques et en particulier Héraclite et surtout Empédocle.

K. LORENZ. — Ich stimme Herrn Prof. Ruyer darin bei, dass die Freud' sche Konzeption des Todestriebes für den Biologen völlig unannehmbar ist. Freud's Instinktbegriff ist in einem Punkte ebenso finalistisch wie der Mc. Dougall's: Der Instinkt kann nicht irren. Die Möglichkeit der Fehl-Funktion einer instinktmässigen Verhaltensweise wird von Freud nie in Betracht gezogen. Wo immer eine solche auftritt, wird zur Erklärung der Dys-teleologischen Wirkung das Postulat eines Todestriebes gemacht.

Die grundsätzliche Annahme einer *immer* bestehenden Qualität zweier antagonistischer Triebe hat ihre Tatsachenbasis wohl nur darin, dass *sehr oft* zwei triebhafte Motivationen gleichzeitig und in Konkurrenz miteinander eine bestimmte Verhaltensweise bestimmen. Wir wissen durch die Arbeiten von Tinbergen und Van Iersel, wie *selten* reine Motivationen tatsächlich sind.

Was die sog. Prägung anbelangt, möchte ich darauf hinweisen, dass ganz allgemein bestimmte, *auf kurze Phasen* der Ontogenese beschränkte Lernvorgänge von Wichtigkeit für die Erklärung des Phänomens sein könnten, die in der Psychoanalyse als Fixation bezeichnet werden. Ich erinnere an die Arbeiten von E. Hess über die Entwicklung des Pickens beim Hühnchen. Ebenso an die Ergebnisse über echte Prägung, die vor allem die Arbeiten von W. H. Thorpe und seiner Schule gezeigt haben. Wo immer ich Gelegenheit habe vor Psychiatern und Psychoanalytikern zu reden, pflege ich diese Erscheinungen und ihre Gesetzlichkeiten zu beschreiben, in der Hoffnung, dass diese Wissenschaften einen gewissen Erklärungswert in ihnen finden.

Vor einer Gleichsetzung von Uebersprungbewegungen mit denjenigen, was man in der Psychoanalyse *Déplacement* nennt, möchte ich warnen. Ich hatte von vorneherein Bedenken gegen den englischen Ausdruck « displacement activities » erhoben, weil er zu eben dieser Gleichsetzung verführt. Das von Prof. Bénassy angeführte Beispiel des Verhaltens von Kindern zu ihrer Kost, bzw. zu dem von den Eltern angebotenen appetitlicheren plastischen Material, entspricht meines Erachtens auch mehr einer autochthonen Handlung an einem Ersatzobjekt als einer Uebersprungbewegung. Ich glaube, dass der Vorgang der Sublimierung dem Modell der Uebersprunghandlung näher verwandt ist, möchte aber hier alle Bedenken anmelden, die Dr. Lehrman in seiner Kritik unserer Theorien bezüglich der Vergleichbarkeit von Vorgängen auf verschiedenen Ebenen des Zentralnervensystems geäussert hat.

P. BÉNASSY. — J'accepte entièrement les remarques de M. Lorenz. J'ai moi-même conclu que l'instinct de vie était adaptatif, comme le dit M. Lorenz, il ne peut « rater », et que l'instinct destructeur apparaissait non adaptatif dans certains cas. Il est tout à fait clair que l'instinct de mort est postulé pour expliquer les ratés de l'instinct. N'oublions pas non plus que les instincts freudiens sont en fait des abstractions dans la mesure où l'on s'efforce d'en faire autre chose que des événements vécus. Je pense en effet, comme M. Lorenz, que la notion de période souligne que l'apprentissage peut s'appliquer directement à l'homme.

Quant aux déplacements, si l'on se reporte aux descriptions qu'il en a données lui-même, ainsi que Makkink et Tinbergen, M. Lorenz a raison de protester contre l'utilisation de ce mot dans bien des cas. En effet, souvent, déplacement est employé par les psychanalystes dans le sens de déplacement d'objet (on dit aussi substitut), en fait il s'agit de stimuli efficaces plus ou moins éloignés des stimuli naturels. Pourtant Freud a parlé de déplacement d'un Instinct à l'autre, de l'instinct de vie à l'instinct destructeur. Le terme déplacement semble avoir ici le même contenu dans les deux cas : il s'agit d'une activité empêchée de se manifester suivant un schème normal qui se manifeste suivant un schème différent. Peut-être serait-il souhaitable de limiter le sens de déplacement à des comportements explicables par un changement d'aiguillages synaptique.

H. PIÉRON. — Je tiens à dire que si, pour rendre compte de certains conflits une opposition est nécessaire entre attraction et répulsion, comme c'est déjà le cas dans les tropismes, la notion d'instinct de mort de Freud, susceptible d'expliquer aussi bien l'agressivité que le masochisme me paraît entièrement inacceptable.

P. BÉNASSY. — Je suis tout à fait d'accord avec M. Piéron, l'instinct de mort est parfaitement indéfendable du point de vue biologique. Il est le résultat de spéculations philosophiques à point de départ biologique. Freud lui-même ne s'y est pas trompé, c'est à propos de l'instinct de mort qu'il écri-

vait « Peut-être la biologie balayera-t-elle d'un souffle toutes ces constructions théoriques ». Mais ce que nous trouvons cliniquement, c'est un mouvement vers une tendance destructrice et je n'ai moi-même parlé que d'instinct destructeur. En tous cas, cet instinct de mort, comme je viens de le faire remarquer à M. Lorenz, n'est qu'une abstraction.

T. C. SCHNEIRLA. — Discussion of the « death instinct » reminds us of the frequent question whether Freud's contributions have left a theory as much as a set of diversified, incompletely systematic ideas and procedures. The question I should like to comment on briefly concerns how well we know what the infant « brings into the world, » as impulse and as organized process, in comparison with what he shows later on. An example of the confusion one finds currently in the literature on such questions is found in respect to theory of emotion. In American child psychology, for example, many writers are still influenced by the notion of an initially undifferentiated condition of « generalized emotional excitement », from which definitive emotional patterns are presumed somehow to arise. But evidence for such an undifferentiated initial conditions is lacking, — for instance, a frequently quoted study, that of Bridges, began only at 3 months, when a crude differentiation was found. On the other hand there is evidence that at birth a difference exists between a highly excited, generalized interruptive condition and a more quiescent, vegetative condition. Both overt and implicit differences are present according to the energy level of excitatory stimulation, but the differences are physiological only. It is conceivable that from this earlier crude physiological difference a specialization of emotional patterns may arise through experience in various kinds of disturbing or pacifying situations, respectively. It is here, possibly, that Freud's approach had one of its greatest difficulties, in not differentiating attitudes and psychological processes in later stages as developments of earlier non psychological, physiological, conditions related to energy value rather than to nature of the exciting situation.

G. VIAUD. — Je voudrais ajouter quelques remarques épistémologiques que m'a suggérées l'exposé très intéressant de M. Bénassy. Malgré toutes les difficultés que présente la psychologie humaine, la psychanalyse a essayé de donner une image de la vie affective et instinctive de l'Homme, et cette tentative n'est pas sans mérite. Cependant, elle a eu recours, non pas à la méthode analytique et expérimentale de la science moderne, mais à une méthode antique tombée en désuétude, la méthode aristotélicienne. Il serait facile de montrer que la psychanalyse freudienne ressemble à la physique aristotélicienne par des caractères essentiels. Faute de temps, je ne puis développer cette démonstration. Je me contenterai de rappeler que la physique d'Aristote est un empirisme systématisé logiquement. La psychanalyse freudienne est fondée sur un empirisme médical comme la physique d'Aristote était fondée sur un empirisme artisanal, et sur cet empirisme, elle a élaboré des concepts généraux (le çà, le moi, le surmoi, la libido, l'instinct de mort...) comme Aristote

avait élaboré les notions de la matière et de la forme, des 4 éléments, du mouvement naturel et du mouvement forcé, etc... Certes, de tels systèmes empiriques peuvent sembler d'accord avec les faits. Les Grecs croyaient fermement aux 4 éléments et à la théorie du mouvement d'Aristote. Nombre de médecins croient sans doute sincèrement aux notions de la psychanalyse. Mais un système empirique peut être absolument faux, les Galilée, les Newton et les Lavoisier l'ont montré pour la physique d'Aristote. La psychologie scientifique seule nous apprendra ce qu'est la réalité psychique, et celle-ci peut être tout à fait différente de l'image que nous en donne la psychanalyse. Je pense qu'il n'y a qu'une méthode pour trouver la vérité et elle vaut aussi bien pour les sciences psychologiques que pour les sciences biologiques ou physiques, c'est l'analyse rigoureuse des faits telle qu'elle a été conçue par Descartes et définie par Cl. Bernard dans son application aux sciences expérimentales. Ceci n'empêche pas d'ailleurs que l'on puisse accorder une certaine valeur à l'empirisme des psychanalystes, mais une valeur purement pratique, non théorique. C'est la systématisation de cet empirisme qui est grandement criticable. La psychanalyse freudienne est un système aristotélicien et non une analyse psychologique véritable.

P. BÉNASSY. — Les reproches de M. Viaud me sont d'autant plus cruels que mon rapport tout entier est une réponse à ces reproches que je connais bien, puisque moi-même, je les adresse à une certaine formulation de la théorie psychanalytique. Il faut donc croire que je me suis bien mal expliqué.

Il est parfaitement exact que la formulation théorique classique de la psychanalyse présente des analogies frappantes non seulement avec la physique aristotélicienne, mais avec la vieille physique ionienne. J'ai exprimé la même idée en termes tout différents lorsque j'ai soutenu que la formulation psychanalytique était en fait un modèle intuitif implicite, car le modèle aristotélicien n'est sans doute pas autre chose.

Mais il est intéressant de remarquer qu'en psychologie, un tel modèle ne peut être « absolument faux » pour reprendre l'expression de M. Viaud. Il se réfère simplement en dernière analyse à l'expérience vécue personnelle, au lieu de se référer comme le souhaite la psychologie scientifique, soit à un modèle physiologique et par son intermédiaire à un modèle physicomathématique, soit, comme s'efforce de le faire une tendance récente à un modèle axiomatique formalisé.

En fait, la critique de M. Viaud est également valable pour toute théorie psychologique même scientifique. Un exemple le montrera; je n'ai pas exposé la théorie psychanalytique générale, je me suis limité aux instincts. Suivant mon analyse, ce sont des abstractions désignant à la fois des activations de schèmes nerveux innés (rarement) et acquis (souvent), et des événements vécus. Ces instincts ou ces motivations sont hypothétiques mais ne le sont pas plus que les tendances en psychologie expérimentale, car ce ne sont pas des comportements mais des explications *a posteriori* de comportements. Mais la théorie psychanalytique attache au moins autant d'importance à ce qu'elle appelle les

mécanismes de défense du moi, c'est-à-dire en fait aux moyens d'adaptation psychologique de l'homme à son milieu. Ces mécanismes sont susceptibles d'étude expérimentale parce que ce sont des descriptions de comportement. Mais les difficultés rencontrées dans ces études sont celles que rencontre la psychologie expérimentale quand elle s'intéresse aux niveaux élevés de l'activité mentale, par exemple les fonctions symboliques ou imaginaires : elle n'a pour matériel d'étude que les verbalisations d'un sujet décrivant des événements vécus.

Le seul moyen d'échapper à cette critique, c'est d'admettre avec François Bresson, qu'en psychologie nous pouvons seulement construire des modèles non contradictoires avec les modèles physiologiques ou axiomatiques. Je me suis efforcé, en fait, de montrer que le modèle psychanalytique était un modèle intuitif implicite non contradictoire avec le modèle physiologique.

Pour terminer, il me semble dangereux de dire qu'il n'est qu'une méthode pour arriver à la vérité et que c'est celle de Descartes et de Cl. Bernard. Celle de Francis Bacon et de Harvey me semble aussi valable. Et l'emploi des méthodes statistiques semble même nous obliger à remplacer la notion de vérité par celle de probabilité. Ce qui, pour moi caractérise la méthode scientifique, ce n'est pas tel ou tel cheminement c'est la possibilité de vérification.

XXII

FINALITÉ ET INSTINCT

par

RAYMOND RUYER
(Nancy)

Je pense que mon rôle ici n'est pas d'énumérer des faits, soit pour prouver le caractère adaptatif de l'instinct, soit pour montrer au contraire l'incohérence de ce comportement instinctif. Je considère comme acquis le caractère habituellement bien adapté de l'activité instinctive, sans nier d'ailleurs qu'une énorme quantité de faits puisse être fournie pour illustrer l'inévitable chapitre sur « les ratés de la finalité instinctive ».

Je resterai mieux dans mon domaine de philosophe spéculatif en concentrant mon effort sur deux points. D'abord, j'essaierai de préciser la nature de la finalité de l'instinct. Ensuite, et surtout, j'étudierai la signification scientifique de cette finalité, et ce qu'elle implique relativement au statut général de nos connaissances. Pour une foule de savants encore, le seul mot de finalité est scandaleux. Je prendrai à tâche d'atténuer l'impression persistante de scandale. Non pas en atténuant l'idée de finalité elle-même, en la réduisant, comme on l'a essayé tant de fois, à de la pure causalité par poussée, *a tergo*, dans l'espace et le temps de la physique classique, mais au contraire, en essayant de montrer qu'elle a sa place normale et essentielle dans le système général de nos connaissances scientifiques.

A. — NATURE DE LA FINALITÉ INSTINCTIVE

La première erreur à éviter est de confondre finalité en général, pour l'instinct, avec « finalité utilitaire ». La vie en général est, au sens strict, inutile. Elle ne sert à rien d'extérieur à elle-même. Et les fonctions partielles qui assurent la vie des êtres vivants ne se bornent pas toujours à leur seule utilité réciproque. Un cas particulièrement frappant est celui des parades, cérémonies, et danses des Oiseaux et des Mammifères. Tout ce cérémonial

mécanismes de défense du moi, c'est-à-dire en fait aux moyens d'adaptation psychologique de l'homme à son milieu. Ces mécanismes sont susceptibles d'étude expérimentale parce que ce sont des descriptions de comportement. Mais les difficultés rencontrées dans ces études sont celles que rencontre la psychologie expérimentale quand elle s'intéresse aux niveaux élevés de l'activité mentale, par exemple les fonctions symboliques ou imaginaires : elle n'a pour matériel d'étude que les verbalisations d'un sujet décrivant des événements vécus.

Le seul moyen d'échapper à cette critique, c'est d'admettre avec François Bresson, qu'en psychologie nous pouvons seulement construire des modèles non contradictoires avec les modèles physiologiques ou axiomatiques. Je me suis efforcé, en fait, de montrer que le modèle psychanalytique était un modèle intuitif implicite non contradictoire avec le modèle physiologique.

Pour terminer, il me semble dangereux de dire qu'il n'est qu'une méthode pour arriver à la vérité et que c'est celle de Descartes et de Cl. Bernard. Celle de Francis Bacon et de Harvey me semble aussi valable. Et l'emploi des méthodes statistiques semble même nous obliger à remplacer la notion de vérité par celle de probabilité. Ce qui, pour moi caractérise la méthode scientifique, ce n'est pas tel ou tel cheminement c'est la possibilité de vérification.

XXII

FINALITÉ ET INSTINCT

par

RAYMOND RUYER
(Nancy)

Je pense que mon rôle ici n'est pas d'énumérer des faits, soit pour prouver le caractère adaptatif de l'instinct, soit pour montrer au contraire l'incohérence de ce comportement instinctif. Je considère comme acquis le caractère habituellement bien adapté de l'activité instinctive, sans nier d'ailleurs qu'une énorme quantité de faits puisse être fournie pour illustrer l'inévitable chapitre sur « les ratés de la finalité instinctive ».

Je resterai mieux dans mon domaine de philosophe spéculatif en concentrant mon effort sur deux points. D'abord, j'essaierai de préciser la nature de la finalité de l'instinct. Ensuite, et surtout, j'étudierai la signification scientifique de cette finalité, et ce qu'elle implique relativement au statut général de nos connaissances. Pour une foule de savants encore, le seul mot de finalité est scandaleux. Je prendrai à tâche d'atténuer l'impression persistante de scandale. Non pas en atténuant l'idée de finalité elle-même, en la réduisant, comme on l'a essayé tant de fois, à de la pure causalité par poussée, *a tergo*, dans l'espace et le temps de la physique classique, mais au contraire, en essayant de montrer qu'elle a sa place normale et essentielle dans le système général de nos connaissances scientifiques.

A. — NATURE DE LA FINALITÉ INSTINCTIVE

La première erreur à éviter est de confondre finalité en général, pour l'instinct, avec « finalité utilitaire ». La vie en général est, au sens strict, inutile. Elle ne sert à rien d'extérieur à elle-même. Et les fonctions partielles qui assurent la vie des êtres vivants ne se bornent pas toujours à leur seule utilité réciproque. Un cas particulièrement frappant est celui des parades, cérémonies, et danses des Oiseaux et des Mammifères. Tout ce cérémonial

joue certainement un rôle utilitaire dans le cycle de la reproduction : rôle de synchronisation des phases physiologiques ; rôle aussi d'ajustement social. Mais il est difficile de croire que cet élément utilitaire représente le tout de ces manifestations vitales. La danse passe plutôt, chez les hommes comme chez les animaux, pour le symbole même de la beauté inutile ou de l'étrangeté de la vie. Shiva dansant n'est pas le dieu de l'ajustement hormonal.

La meilleure manière, parce que la manière la plus large, de caractériser la finalité de l'instinct, est de parler du *thématisme* de l'instinct. Un comportement instinctif peut ne servir à rien, être inapproprié, et même nuisible, dans un certain contexte. Il est néanmoins toujours un comportement, et non un pur déroulement enchaîné de mouvements musculaires. Il a un sens ou une expressivité, qu'un connaisseur très averti des mœurs de l'espèce à laquelle appartient l'individu observé peut découvrir en principe, malgré les déplacements et substitutions qui altèrent le « texte » primitif. L'instinct, normalement, est plus qu'un ensemble de thèmes vaguement coordonnés par des résonances physiologiques ou psychologiques ; il est une organisation hiérarchique appropriée et efficace. Mais il est avantageux d'adopter la définition minima. Elle s'applique à tous les cas, même à ceux dans lesquels l'organisation efficace des thèmes est en défaut, même aux activités de substitution et aux ratés de finalité. Elle réserve les problèmes métaphysiques, et surtout elle reste près des faits d'expérience. Les expériences récentes sur l'instinct sont loin, en effet, d'avoir toujours confirmé les idées, pourtant fort à la mode il y a peu d'années, sur le caractère total, totalitaire du comportement. Un certain morcelage subsiste toujours. Les stimuli-signaux qui déclenchent les instincts peuvent être efficaces, contrairement aux conceptions gestaltistes ou holistes, même s'ils sont relativement détachés de leur contexte normal. Les gnosies et praxies d'un instinct sont analysables. L'étude de l'imprégnation a révélé le même morcellement.

Mais l'important est que, même dans ces cas, ce que trouve l'analyse, ce n'est pas un mécanisme physiologique élémentaire, mais encore des perceptions et des réponses thématiques, où le sens de l'instinct est morcelé, mais reste encore une action signifiante. Un rouge-gorge attaque une simple touffe de plumes rouges, non pas comme un automate mécanique, mais comme un automate psychique. Un montage mécanique ne pourrait pas plus réellement imiter l'oiseau quand il est trompé par un leurre simplifié que quand il manifeste l'activité normale. Les ratés de finalité sont encore dans le domaine de l'action finaliste. Ils sont des significations « disjointes », mais des significations ou des thèmes encore.

Le thématisme signifiant de l'instinct peut être démontré surabondamment. Il est admis implicitement, en réalité, même par les biologistes qui se croient mécanistes. De même qu'en donnant le nom d' « organe » aux organes, l'anatomiste ou le physiologiste reconnaît implicitement leur caractère signifiant d'outil et d'instrument, le fait de nommer et de classer les instincts par leur signification, — et comment pourrait-on les classer autrement? — est une reconnaissance implicite de leur caractère thématique et finaliste. L'animal se défend, menace, se camoufle, parade, fait sa cour, nidifie, fait un cérémonial d'accueil, d'invite, il ne se borne pas à effectuer un certain nombre de contractions musculaires. On peut d'autant moins éviter de donner un nom signifiant aux instincts, qu'il est tout à fait impossible, en général, de les caractériser par un substrat anatomique bien défini. Toute activité instinctive met en jeu, à peu de chose près, l'ensemble de l'organisme, l'ensemble du système musculaire, nerveux, et glandulaire. Les mêmes muscles, les mêmes neurones, sensoriels et moteurs, sont mis en œuvre par la nidification, par les soins aux petits, par la bataille, par la parade. Et souvent, les mêmes hormones interviennent pour les comportements les plus divers, appartenant à un même instinct très général.

Il pourrait exister, il est vrai, des centres cérébraux spécialisés dans la commande structurale de l'ensemble du clavier neuro-musculaire. Hess et Brügger ont cru découvrir des centres de ce genre dans le diencéphale du chat. Un stimulus électrique, appliqué à certains points, d'ailleurs assez curieusement dispersés, de la région hypothalamique suscite, non des mouvements localisés, mais des comportements complets et coordonnés dans le temps, avec phase appétitive et recherche. Tinbergen voit, dans ces centres, des mécanismes captant les influx en provenance des récepteurs, et redistribuant des incitations configurées aux mécanismes subordonnés d'effection. Mais il est fort douteux qu'il s'agisse d'autre chose que de zones de sensibilisation affective, analogues, pour l'ordre des « valences » instinctives, aux zones corticales, qui dans le voisinage des zones proprement motrices ou sensorielles, ont rapport non avec des sensations ou des mouvements, mais avec des gnosies ou praxies signifiantes, et sur lesquelles une incitation électrique provoque des perceptions ou des comportements hallucinatoires et d'ailleurs souvent très variables. Il est exclu, en tous cas, que ces « centres » contiennent des sortes de « disques » phonographiques de mouvements instinctifs.

On peut dire que tout, dans l'instinct, est thématique. L'effection n'est jamais stéréotypée. Comment la recherche d'une proie, d'un abri, d'un partenaire, pourrait-elle bien l'être? Les stimuli-signaux sont également thématiques. Ils ne sont jamais pareils à des clés qui devraient correspondre avec précision à une sorte de serrure cérébrale. S'il en était besoin, une preuve nouvelle vient encore d'en être fournie par la découverte de O. Kœhler et Zagarus des stimuli supra-normaux. Chez l'homme, bien qu'il soit difficile de faire la part, certainement grande, des canalisations arbitraires de la culture, on trouve des phénomènes analogues. On concevait mal que les femmes se fardent, rougissent leurs lèvres, leurs ongles, modifient la ligne de leurs sourcils, se collent des cils artificiels, oxygènent leurs cheveux, si, indépendamment des modes, de telles modifications ne correspondaient à des stimuli supra-normaux plus efficaces, et possédant plus de sex-appeal, que les formes naturelles. Or, l'existence des stimuli supra-normaux prouve que le stimulus normal n'agit pas comme une clé, mais agit thématiquement, par son caractère expressif. La forme artificielle accentue ce caractère, selon des lois analogues à celles qui font évoluer vers le « plus typique » une image dans la mémoire.

Si une serrure est ouverte normalement par une clé fine, elle ne sera pas ouverte plus facilement par une clé encore plus fine. Le supra-normal est plus efficace, parce qu'il présente à l'état plus pur, la signification ou l'expressivité inhérente au stimulus signal. Si le pluvier préfère l'œuf artificiel, aux contrastes plus accentués, c'est la preuve que, dans l'œuf normal, il percevait le thème « taches contrastantes », et ne fonctionnait pas comme un appareil photo-récepteur, même monté pour être sensible aux formes. C'est de la même manière que nous reconnaissons un « A la manière de... » Victor Hugo ou de Proust, dans lequel leur style est encore accusé, ou que le rouge à lèvres et le khol accentuent, pour l'homme, l'expressivité érotique des lèvres ou des yeux féminins.

Les cybernéticiens, précédés sur beaucoup de points par les psychologues de la Gestalt Theorie, prétendent, il est vrai, avoir dans leur arsenal de quoi expliquer le thématisme de l'instinct sans faire appel à rien d'autre qu'à de la causalité *a tergo*. Un champ dynamique cérébral capable de rééquilibrage spontané, un montage nerveux en feed back, utilisant des indices sensoriels recurrents comme contrôle d'une effection en cours, serait capable d'expliquer même un comportement appétitif, avec tâtonnements, recherche, improvisation de moyens nouveaux tant qu'une certaine fin n'est pas atteinte. Finalité tout apparente en la circonstance, puisque l'on peut considérer cette « fin » contrôlante comme inscrite dans l'état actuel, structural et dynamique, de l'organisme qui se déplace simplement vers un état de moindre tension. Une explication de même sorte pour le thématisme dans la perception instinctive est possible, pensent les cybernéticiens à la foi robuste. On peut construire un automate muni d'analyseurs et capable de reconnaître sa niche ou son nid, quelle que soit la distance de l'angle de vision, capable de distinguer, comme les Gallinacées étudiées par Tinbergen et Lorenz, un prédateur d'un migrateur en survol, capable de réagir, comme la plupart des prédateurs, à un certain type de mouvement caractéristique de la proie habituelle, capable de distinguer, comme une femelle chez le mâle, une attitude de menace d'une attitude de cour.

Il est imprudent, scientifiquement, et aussi quelque peu antipathique, devant des efforts ingénieux et tenaces, de prédire l'insuccès final. Pourtant, ici, il n'est pas nécessaire d'être prophète. Il est clair dès aujourd'hui que le « thématisme » tel qu'il apparaît, croit-on, dans les montages gestaltists ou cybernétiques, n'est qu'un pseudo-thématisme. L'illusion n'est possible que parce que la conscience de l'ingénieur ou du théoricien enveloppe et pense les performances de ces machines. Une machine peut être montée au moyen de groupes de transformation, pour réagir à l'image d'un objet triangulaire, projetée sur un analyseur photo-électrique, quelles que soient les dimensions absolues de l'objet ou l'angle de vision. Mais encore faut-il que ce montage approprié ait été voulu par le constructeur, qui, lui, avait l'idée générale du triangle ou de la niche. Il en est d'ailleurs de même pour l'effection. Normalement, dans l'instinct, l'animal vise non pas tant un objet — un automate à radar pourrait également viser — qu'une satisfaction pour laquelle l'objet n'est encore qu'un moyen. Il est inconcevable qu'un être, obéissant à une causalité *a tergo*, puisse viser une satisfaction. Il y a bien certainement, dans l'activité instinctive, quelque chose comme un état de tension dynamique cherchant une détente et aussi quelque chose comme un feed back avec guidage vers un but par information récurrente. Mais « tension », « détente », « guidage », « but », « information », doivent être pris, s'il s'agit de l'instinct, dans un sens spécifiquement psychologique, sémantique. Le dynamisme instinctif est une tension consciente, signifiante, ou gonflé de signification latente. Le feed back est axiologique et non mécanique ; il est réglé par une valeur, ou du moins une valence visée, non par un montage matériel du genre de celui qui fait fonctionner un appareil de pilotage automatique. Les montages automatiques de l'industrie, loin de fournir les modèles mécaniques adéquats des comportements instinctifs ou des régulations conscientes, ne représentent qu'un extrait, artificiel et secondaire. L'équilibre ou la recherche d'équilibre extremal, n'est qu'une forme « dégénérée » de la satisfaction ou de la recherche d'une satisfaction optimale. Loin que la mécanique explique la psychologie, c'est la psychologie qui est première. Le thématisme de l'instinct n'est pas « réductible ».

B. — SIGNIFICATION SCIENTIFIQUE DE LA FINALITÉ INSTINCTIVE

J'arrive au point important, plus exactement, j'arrive maintenant devant l'obstacle principal, devant le véritable barrage psychique qui interdit à tant de chercheurs le recours à la finalité. Nous sortons à peine du règne trois fois séculaire de la physique mécaniste. L'esprit ne peut, du jour au lendemain changer toutes ses habitudes. L'analyse expérimentale de forme classique est antifinaliste par tradition, et presque par essence. Devant un instinct comme l'instinct migrateur ou comme la montée vers les extrémités feuillues de la chenille Porthesia, ou l'enfouissement dans le sable du Couteau, le biologiste spontanément cherche à décomposer le comportement en « tronçons de causalité » aussi simples que possible, dans lesquels un effet bien déterminé est strictement fonction d'une cause bien déterminée. Pour peu que l'instinct soit en effet complexe, et constitué par des thèmes mélodiques multiples aves relances intermédiaires, comme le comportement nuptial de l'Épinoche c bien étudié par Tinbergen et Morris, la méthode est tout à fait payante, et l'analyse valable. On remarque à peine qu'elle n'aboutit pas du tout à des tronçons « cause-effet », mais à des comportements encore fort compliqués, qui se déroulent d'une manière autonome, et qui sont, eux, inanalysables. Par contre, si un biologiste comme E. S. Russell refuse l'analyse causaliste, et considère l'ensemble d'un instinct, — par exemple l'activité d'enfouissement du Couteau, — comme une activité générale dirigée, tendant à la reconstitution de la « situation normale » par l'organisme vivant, il suffit, pour mettre

en fuite ceux qui seraient tentés de lui donner raison, d'évoquer le précédent de Galilée.

Dans le cas des phénomènes physiques, dit-on, par exemple dans le cas de la chute des corps, Aristote aussi, et ses suiveurs, prétendaient considérer l'ensemble du milieu cosmique ; ils voyaient les corps tombant comme par instinct et se dirigeant vers leur « lieu naturel », le bas, qui leur rendrait leur situation « normale ». La science véritable a commencé avec l'analyse galiléenne, causaliste, antifinaliste, s'abstenant d'invoquer aucun « lieu naturel », aucune « normalité », aucune « niche écologique » des corps, et se bornant à étudier la trajectoire d'un mobile, tronçon par tronçon, chaque tronçon étant aussi petit que possible.

Le finalisme, jusqu'à ces dernières décades, devant un précédent si accablant, ne pouvait que rester sur la défensive, en plaidant la possibilité qu'existent des domaines de réalité différents. Parce qu'il est ridicule, plaidaient les finalistes, de considérer une éruption volcanique comme la manifestation de la colère d'un Titan, faut-il se croire obligé de ne considérer la colère d'un homme que comme le pur effet d'une décharge d'adrénaline, provoquée par une stimulation de l'hypophyse, elle-même consécutive à quelques mouvements nerveux dans le cortex? L'absurdité n'est pas dans la croyance à la finalité, mais seulement dans une finalité mise hors de sa place. Le mécanisme hors de sa place aussi est ridicule. Parce que l'analyse galiléenne réussit avec les corps qui tombent, ce n'est pas une raison pour prétendre l'appliquer, cette analyse, même aux lièvres qui regagnent leur gîte, ou aux chenilles qui vont se nourrir.

Cette défense était raisonnable, mais comme toutes les tactiques défensives, elle était peu efficace. La tentation était trop grande de vouloir faire l'unité de la science en réduisant tout à la causalité *a tergo* et au mécanisme. Cela d'autant plus que, périodiquement, on s'avisait de nouveaux moyens pour interpréter mécaniquement des régulations apparemment finalistes.

Trop de biologistes ne savent pas encore que la situation est complètement changée aujourd'hui et que c'est le mécanisme, non le finalisme, qui est réduit à la défensive. Reprenons l'exemple de la chute des corps. L'attraction newtonienne, ou la courbure d'espace einsteinienne, est un phénomène statistique, qui met en jeu des milliards de molécules, en effaçant les comportements individuels. La distinction même entre masse matérielle et champ de gravitation n'est qu'une schématisation. Dans l'atome individuel, probablement, et dans le noyau atomique certainement, cette distinction n'est plus possible, et la cohérence n'est plus assurée par des forces variant régulièrement de proche en proche, selon des lois différentielles ; les liaisons, les actions, s'opèrent selon des compatibilités ou incompatibilités individuelles primaires, qu'il serait tout à fait naïf de vouloir expliquer selon des méthodes d'analyse empruntées à la physique classique, puisque cette physique classique s'est jusqu'à présent bornée à constater en gros ce que la physique de l'individu cerne maintenant comme comportement individuel.

Est-ce à dire que le comportement d'un élément atomique individuel

doive être réputé ressembler au comportement du mollusque s'enfonçant dans le sable, ou de la chenille cherchant des feuilles à manger? Il y a, c'est bien certain, d'immenses différences entre le comportement d'un atome, et le comportement d'un organisme. Mais ce qui est sûr, c'est ceci : quelque immenses que soient ces différences, elles sont moindres toutefois que les différences entre un comportement individuel quel qu'il soit, et le simple équilibre d'une foule d'individus. Ce qui est sûr, c'est que dans l'étude de l'atome individuel, on ne doit pas être obsédé par un idéal tiré de la pratique séculaire de la physique statistique. En un sens, un animal ressemble effectivement à un corps massif quelconque. Un animal peut tomber comme une pierre. Nous trouvons quelque peu outrées les précautions de Newton, vérifiant que, dans le vide, un grain de blé tombe comme un grain de matière non vivante. Mais non moins évidemment, en un autre sens, un animal ne ressemble pas à un corps massif, et il ne peut être considéré comme une simple foule ou une simple somme de molécules et de forces moléculaires. Il est clair que, dans l'ordre biologique, à la différence de ce qui s'est passé dans les amas physiques ordinaires, les propriétés individuelles des éléments microscopiques ne se sont pas noyées dans la masse, au niveau microscopique, mais que d'une manière ou d'une autre, les comportements individuels ont trouvé le moyen de s'affirmer à l'échelle microscopique, en se servant de relais, en agençant des ambocepteurs, des feed back mécaniques subordonnés, au service d'intentions thématiques et finalistes.

L'existence de ces relais est certaine et vérifiée à tous les échelons organiques. Personne ne doute que les homéostasies organiques, les régulations de l'eau, du calcium, du sucre, etc... ne *fonctionnent* conformément aux lois de la physique classique. Mais l'*agencement* de ces homéostasies est-il dû aux lois de la physique classique? C'est là une tout autre question. L'agencement, peut être encore. Mais l'agencement des « agenceurs » est, bien plus probablement, l'œuvre directe ou indirecte encore de l'individualité constituante.

Un sûr indice de l'existence de relais est fourni quand une action donnée et signifiante est accomplie à une échelle ou à des niveaux différents, avec des moyens auxiliaires différents. Or, la plupart des fonctions physiologiques sont dans ce cas. Un multicellulaire, un protozoaire, un microbe, respire, assimile, se reproduit, mais chacun selon des procédés très différents, avec des relais beaucoup plus nombreux et compliqués chez le multicellulaire. Il en est de même pour le comportement instinctif, par exemple pour la locomotion. Imaginons qu'un observateur extra-planétaire considère en gros, et distraitement, un avion à réaction, une automobile, un bicycliste et un piéton, sans prendre la peine de distinguer machine et conducteur. Il verrait naturellement des machines d'aspect très différent ; il remarquerait peut-être qu'elles permettent toutes des translations plus ou moins rapides, mais il pourrait fort bien manquer de comprendre qu'il s'agit toujours de la même individualité organique, l'homme, utilisant des relais mécaniques plus ou moins compliqués dans le but unique et fondamental de se déplacer.

Mettons maintenant, de même, en parallèle, un bactériophage T_{l}, à

queue ou « trompe » fonctionnelle, un spermatozoïde, une anguille. Dans les trois cas, la locomotion est obtenue par un procédé mécanique analogue, mais à des échelles très différentes. Le bactériophage est une molécule, le spermatozoïde est une cellule, l'anguille est un multicellulaire, de taille gigantesque relativement à une cellule. Des études récentes ont révélé l'extrême complication du spermatozoïde. Sa fonction locomotrice comporte certainement déjà la mise en œuvre, par relais, de nombreux mécanismes physico-chimiques. A plus forte raison, le nombre d'étages en relais que supposent les mouvements de nage de l'anguille et surtout la formation de ses appareils nerveux et musculaires doit être fort grand. Mais alors, l'extraordinaire est que la même fonction soit accomplie par des organismes — il vaudrait mieux dire des individualités — si fantastiquement différentes. C'est la preuve palpable que la fonction, signifiante, et, pour dire le mot, intentionnelle, domine les fonctionnements et les structures utilisées.

Considérons particulièrement le cas du bactériophage, puisque c'est là que nous avons chance de trouver l'individualité primaire, opérant directement. Les photographies au microscope électronique, notamment celles de R. W. G. Wyckoff, laissent peu de doute sur le caractère fonctionnel de la trompe du bactériophage. D'autre part, les bactériophages sont *très* probablement monomoléculaires et cristallisables. Ce sont de grosses molécules, certes, comprenant au moins un million d'atomes. Il ne peut naturellement être question d'écrire la formule développée d'une telle molécule. Mais après tout, il n'est pas exclu que l'on y arrive, approximativement. Supposons donc écrite cette formule de stéréochimie. Elle comporterait certainement une longue chaine, partant du corps de la molécule, et constituée par une texture, probablement périodique, d'atomes de carbone, d'oxygène, d'hydrogène et d'azote. Bien que certainement plus complexe, cette chaîne « caudale » ne peut être essentiellement différente des chaînes ordinaires de polypeptides, avec ligne centrale, et chaînes latérales d'amino-acides. Ces chaînes latérales, dans les molécules protéiniques connues, jouent un grand rôle, par la variété de leurs liaisons, où interviennent souvent des liaisons faibles : liens hydrogène, ou forces de Van der Waals, dans la forme et le comportement général de la molécule. Il est vraiment naturel de pousser les hypothèses encore un peu plus loin, et de supposer, avec le physicien Gamow, que les mouvements rythmiques de la trompe de la molécule-bactériophage, sont à rapporter à des variations périodiques dans la force des liens chimiques entre atomes ou groupes d'atomes des chaînes latérales. D'une manière ou d'une autre, il faut bien supposer ici, un rapport direct, quel qu'il soit, entre les liaisons chimiques et la fonction physiologique.

Il serait bien superficiel de voir là un triomphe pour ceux qui réduisent les fonctions et les thématismes organiques aux fonctionnements physico-chimiques. C'est exactement le contraire qui est vrai. C'est la molécule qui se révèle comme ayant, au sens vraiment biologique du mot, une physiologie et des fonctions signifiantes, autonomes, mélodiques, impliquant une certaine durée. Représentons-nous, en effet, d'après la chimie contemporaine, les

liaisons chimiques dans la molécule, organique ou non. Une molécule a un squelette, et pourrait-on dire avec Bachelard, une anatomie relativement fixe, fournie par les noyaux atomiques. Mais la situation des électrons de liaison est imprécisable : on ne peut que dresser des cartes électroniques, dans lesquelles, autour du squelette constitué par les noyaux, est figurée, par des courbes de niveau, la densité du nuage électronique, ou la probabilité de présence des « agents de liaison ». C'est évidemment dans ces cartes de probabilité qu'il faut chercher le secret de la physiologie de la molécule-organisme, c'est-à-dire de son comportement.

C'est pur préjugé mécaniste que de trouver étrange ce rapport direct entre les mouvements d'un organe — la queue du bactériophage — qui sont de vrais mouvements instinctifs, demandant un certain temps, et les données de la micro-physique. Il faut se souvenir ici que la différence essentielle entre la micro-physique et la physique classique, c'est que la micro-physique rejette la notion mécaniste de mouvements qui ne seraient que le fonctionnement d'une structure déterminée et donnée dans l'instant — les mouvements pouvant se déduire rigoureusement de la structure. Dans la physique moderne, cela n'aurait aucun sens de parler, d'abord de la structure instantanée d'un électron, puis du fonctionnement de cette structure. L'électron « ne fait pas ce qu'il fait parce qu'il est ce qu'il est, il est ce qu'il est parce qu'il fait ce qu'il fait ». Un électron à l'instant *t* ne saurait pas plus exister qu'une danse à l'instant *t* il n'est pas structure fonctionnant mais action, à laquelle est inhérent un temps minimum.

Il n'y a donc rien de scandaleux à postuler la formation, dans une grosse molécule, de complexes temporels, d'actions élémentaires. Ces complexes temporels, ce sont uniquement nos habitudes d'esprit qui nous les font trouver plus étonnants que les complexes spatiaux, — admis par tout le monde —, de la molécule. De même que les complexes spatiaux, d'après la micro-physique, sont obtenus par des interactions intimes, où l'individualité des constituants est partiellement atténuée, les complexes temporels doivent être conçus comme des actions vraiment intégrées, dans un comportement d'ensemble. Puisque l'atomisme moderne n'est pas un atomisme spatial mais spatio-temporel, l'étonnant serait bien plutôt que le progrès de complexité ne se fasse que selon l'espace et non selon le temps.

Le raccord entre les individualités dites physiques et les individualités organiques est donc excellent. Pour les unes aussi bien que pour les autres, il est impossible de faire, de la fonction, un simple effet de la structure. La physiologie est autonome, ou du moins, si elle dépend, bien entendu, en grande partie, de l'anatomie, structurale, elle la commande aussi. L'onde, dans la mécanique ondulatoire, constitue en somme une sorte de potentiel guide, spatio-temporel, pour la manifestation spatiale de la particule. Il est parfaitement naturel de supposer qu'il peut exister des complexes, temporels aussi bien que spatiaux, de potentiels guides : complexes « d'ondes pilotes », ou « d'agents de la matière » selon l'expression de Weyl et Riezler, devenus ainsi de véritables rythmes formateurs instinctifs.

Ces rythmes, ou mélodies directrices d'actualisation, représentent l'étape primitive de ce que les biologistes et les psychologues de l'instinct constatent directement, dans les organismes supérieurs comme « localisation chronogène », mélodie mnémique, leerlaufreaktion, etc... A l'échelle des individualités devenues microscopiques par l'étagement des relais, l'union microscopique de l'espace et du temps dans l'action devient l'intégration d'une mémoire primaire, c'est-à-dire d'une forme temporelle, dans les formes spatiales. Insistons bien ici sur le caractère absolument primaire de cette mémoire qu'il vaudrait peut-être mieux appeler, pour rompre toute association d'idées, potentiel trans-spatial. Ce serait en effet retomber dans les préjugés de la physique pré-quantique que de chercher, aux mélodies mnémiques, un support dans la structure actuelle. Ce serait réduire une fois de plus les fonctions organisatrices aux fonctionnements. La mémoire organique et instinctive ne peut être pré-formée, elle est vraiment primaire et autonome.

L'expérience en effet, a mis ce point capital hors de contestation. Le comportement instinctif a une structure temporelle propre. Il ne dépend pas exclusivement d'une structure déjà donnée, dont il ne serait que le « mode d'emploi ». Dans chaque espèce, les instincts et les formes organiques sont complémentaires. L'instinct est spécifique directement, et non parce qu'il serait le fonctionnement des formes spécifiques. De l'examen des formes seules, il est bien rarement possible de deviner quel est l'instinct qui emploie ces formes. Comment deviner d'après l'anatomie du fourmilion, la forme de son piège, ou d'après l'anatomie de l'oiseau la forme de son nid? Entre beaucoup d'autres, les études de A. Gesell sur l'embryologie du comportement chez l'homme ont souligné l'autonomie du développement du comportement, qui tantôt accompagne, tantôt suit, tantôt précède le développement organique, mais n'est que bien rarement une sorte d'emploi mécanique d'une machine organique toute montée. Pour mieux dire, le développement organique lui-même est un véritable comportement instinctif, de même que l'instinct est souvent, en même temps, une phase du développement organique. Un organisme agissant par instinct ne peut être comparé à un orgue de Barbarie muni de son carton perforé, mais plutôt à un violon fabriqué par des mains invisibles et sur lequel se jouerait une mélodie selon une partition invisible. Forme du violon et forme de la mélodie, forme organique et forme du comportement sont en grande partie indépendantes causalement l'une de l'autre, mais dépendent l'une comme l'autre, puisqu'elles sont complémentaires, de thèmes formateurs inobservables. L'organisme visible et actuel dépend d'instincts formatifs trans-spatiaux comme le comportement observé dépend de thèmes instinctifs trans-spatiaux continuant les instincts formatifs. Ce statut fondamental de l'instinct en biologie et psychologie ne doit avoir rien de scandaleux pour l'esprit scientifique, puisqu'il prolonge directement le statut des individualités et des actions en micro-physique.

On peut encore exprimer la même chose d'une façon différente. La parfaite continuité entre individualités physiques et biologiques permet de comprendre enfin et d'accueillir, sans arrière-pensée, le caractère épigénétique des instincts

comme des formes organiques. La survivance tenace des postulats de la physique mécaniste peut seule expliquer la véritable mauvaise foi avec laquelle, en présence des faits qui imposent l'épigénèse contre la préformation, on reprend sans cesse d'une main ce que l'on accorde de l'autre, on ne cesse de réintroduire en contrebande un préformationisme déguisé — par exemple en voyant dans les gènes, selon l'expression de Schrödinger, une sorte de *code-script* des formes adultes. Le préjugé « spatialiste » est si fort, qu'il contrebalance l'évidence des faits. Le développement organique de structures incroyablement complexes à partir d'une seule cellule, ne peut se concevoir que comme l'arrivée dans l'espace de mélodies formatrices, sans support spatial, ou du moins non inscrites d'avance dans l'espace, arrivée précédée elle-même de déterminations thématiques orientant en gros tel aire embryonnaire vers telle différenciation. Déterminations thématiques (par exemple de l'ectoderme dorsal comme plaque neurale) et différenciations (apparition progressive de détails structuraux) non seulement ressemblent à des comportements instinctifs, mais sont littéralement des comportements instinctifs, avec tous les caractères des instincts : sensibilisation par hormones ou inducteurs chimiques ; leerlaufreaktion ; stimuli-signaux d'appel, de synchronisation, ou de relance ; effection en étages ou en cascades. La formation de la plaque neurale ne peut commencer avant que la gastrulation n'ait porté la lèvre blastoporale dorsale sous l'ectoderme. La gastrulation elle-même est une véritable migration cellulaire instinctive. Les stimuli-signaux chimiques qui la déclenchent au moment adéquat ne sont pas plus de pures causes que ne sont des causes les variations hormonales, ou les signaux venus du milieu extérieur, qui déclenchent ou appellent l'instinct migrateur des oiseaux.

On sait que, dans les expériences sur l'animal avec des stimuli-artificiels et des leurres, le stimulus adéquat évoque une réaction, mais cette réaction commencée s'arrête souvent, si un autre stimulus adéquat n'est pas offert à l'animal en temps voulu. La mélodie instinctive, bien qu'autonome, a besoin de « relance » au bon moment. Ce n'est pas du tout la preuve du caractère mécaniste et préformé de l'instinct ; ce n'est pas la preuve que l'instinct n'est qu'une suite de causes et d'effets, c'est au contraire une adaptation indispensable, sans laquelle l'instinct se déroulerait aveuglément et à contre temps. La longueur des tranches mélodiques est un compromis de la nature entre deux nécessités : l'impossibilité de morceler à l'excès l'instinct, qui, à la limite, se dissoudrait en une poussière de réflexes, et l'impossibilité de laisser émerger des tranches autonomes trop longues, qui seraient inévitablement détachées de la réalité. Dans le développement organique, les tranches peuvent être plus longues et les relances (par le contact d'autres aires en développement, par diffusion de substance, etc...) plus rigoureusement « prévues » elles-mêmes. Les développements aberrants, herkunftgemäss, ne sont le fait que d'accidents rares, ou de l'intervention anormale d'un expérimentateur. Dans l'instinct, les arrêts de la mélodie instinctive, en attente de signaux de confirmation venus du milieu, sont naturellement plus fréquents. Mais le parallélisme est toujours remarquable, et l'on peut trouver, dans l'étude expérimentale du dévelop-

pement, l'équivalent exact des expériences sur l'instinct animal au moyen de leurres.

L'œuf, ou l'embryon est sensible à des leurres et s'arrête dans son développement s'il ne lui est pas fourni l'anneau suivant de la chaîne des stimuli-signaux. Ainsi, dans les expériences déjà très anciennes de parthénogénèse artificielle. On savait depuis Lœb que des œufs d'oursin peuvent être incités à se développer sans fécondation si on les traite d'une certaine manière (secouage, refroidissement, etc...). Le biologiste Bataillon a essayé longtemps de faire se développer pathogénétiquement, par des méthodes analogues, des œufs de Batraciens, sans succès. Mais il eut l'idée de les percer avec un fin stylet de verre, ce qui imitait l'action du spermatozoïde. Toutefois, une faible proportion d'œufs ainsi traités se développait. Bataillon s'aperçut alors que la proportion des succès s'accroissait beaucoup quand le stylet entraînait accidentellement une particule de protoplasme, d'ailleurs quelconque : globule blanc ou rouge appartenant même à une autre espèce, ou petit fragment de tissu. On dirait donc que l'effraction du stylet, premier leurre, doit être suivie de l'introduction dans l'œuf, de quelque chose d'analogue à ce qu'apporte le spermatozoïde, comme un deuxième leurre confirmant le premier. Corrélativement, l'arrêt de développement normal de l'œuf vierge, qui, faute de fécondation, est voué à périr, n'est donc pas le pur effet de causes physico-chimiques, mais nécessité signifiante. Faute de cet arrêt en effet, tous les œufs se développeraient parthogénétiquement, et il n'y aurait pas de fécondation croisée. Le cas est exactement parallèle à celui, par exemple, des actions et réactions de l'épinoche mâle et femelle dans la fécondation. La ponte de la femelle entrée au nid à la suite de stimuli spécifiques tels que la danse en zig zag du partenaire, est déclenchée par les contacts rapides et rythmiques du mâle. Si l'on éloigne le mâle, la femelle est incapable de frayer. Mais si l'expérimentateur substitue au mâle une baguette de verre et stimule mécaniquement la femelle, elle réagit en frayant (1).

D'un fait de ce genre — et il y en a beaucoup d'autres, car toute l'embryologie expérimentale, qui se croit une étude classique à base de déterminisme, est au fond un ensemble d'expériences avec des leurres et des stimuli-signaux — on peut tirer plusieurs conclusions : que l'instinct et le développement sont un seul et même phénomène, que l'un comme l'autre sont épigénétiques, et que les soi-disant causes ne sont que des signaux, évoquant, appelant des actions complexes. Mais ces trois conclusions n'en font qu'une, et l'on doit les comprendre l'une par l'autre. C'est folie de croire que la structure compliquée du système nerveux d'un Oiseau ou d'un Mammifère puisse être lisible d'avance dans le *code script* de l'œuf, puisqu'on la voit se former progressivement, après division et multiplication cellulaire, à partir de thèmes structuraux aussi simples qu'une gouttière et qu'un tube. C'est folie de croire que le même « lecteur » théorique pourrait déchiffrer, dans le système nerveux adulte de l'Oiseau, le nid ou les migrations instinctives qu'il effectue. Ces deux croyances

(1) Tinbergen, *Etude de l'instinct*, p. 70.

pseudo-scientifiques, en réalité à base de postulats périmés, reposent l'une comme l'autre sur une seule et même erreur : la surestimation de la causalité *a tergo*, de la causalité comme poussée.

Ce point est tellement capital qu'il faut nous y arrêter un instant. Sa discussion nous ramènera d'ailleurs au centre de la question. Que peut-on bien vouloir dire en affirmant qu'un développement organique, ou que l'actualisation d'un instinct, a des causes? Ou en cherchant les causes qui font qu'un enfant devient adulte? Que l'on cherche les conditions, soit. Priver l'enfant de nourriture est un moyen radical pour l'empêcher de grandir. Un trouble hormonal peut retarder ou accélérer la puberté, et la puberté normale est évoquée par l'apparition d'hormones, apparition qui est elle-même stimulée, en toute vraisemblance, par d'autres modifications organiques. Mais cet enchainement est-il une succession de causes et d'effets se poussant l'un l'autre? N'est-il pas plutôt une série de signaux et de réponses, une série de « relances » dans un ensemble de mélodies en elles-mêmes complexes et autonomes, à l'intérieur desquelles il est absurde de continuer à chercher des causes *a tergo*? On peut dire que poser la question, c'est y répondre. Le contact de la baguette de verre n'est pas « cause » de la ponte de l'Épinoche femelle, c'est un signal pour toute une mélodie organico-instinctive. Encore plus évidemment, l'introduction de la pointe d'aiguille et de la particule de protoplasme dans l'œuf n'est pas cause du développement parthénogénétique. Ce n'est que par plaisanterie que l'on peut parler, comme Bertrand Russell, des grenouilles « qui ont une épingle pour père ». (Et d'ailleurs, les vrais pères ne sont pas « cause » non plus).

Pour clarifier les idées, on peut distinguer :

1° Les causes poussées ou pressions. — La pression de la vapeur est directement la cause de la position de l'aiguille d'un manomètre ; plus la pression est forte, plus l'aiguille se déplace vers la droite du cadran.

2° Les déclencheurs. — En appuyant sur la gâchette du fusil, je permets au ressort de se détendre et de projeter le chien. Le choc déclenche à son tour l'énergie chimique du détonateur et de la poudre. Un déclencheur libère une énergie potentielle, un système dynamique tout monté.

3° Les signaux. — La sonnerie du téléphone est un signal ; elle « déclenche », dit-on par métaphore, un système de forces potentielles, non plus physico-chimiques, mais mnémiques : nous savons ce qu'il y a à faire en cas d'appel du téléphone. La sonnerie, par elle-même, n'est pas cause de mon activité, elle la libère simplement. Les réflexes conditionnés, les actes instinctifs, sont de même libérés par des stimuli-signaux qui ne sont pas des causes, et dont l'efficacité suppose évidemment un potentiel mnémique, individuel ou spécifique. Une fois libéré, le potentiel se déroulera mélodiquement, sans avoir besoin pendant un certain temps de nouvelles incitations.

4° Les signes. — Un homme peut improviser des gestes pour suggérer à un autre de s'arrêter, d'avancer, de se coucher. L'effet obtenu dépend, là

aussi, non du signe seul, mais d'un potentiel chez le récepteur. Ce potentiel n'est plus, par définition, uniquement mnémique, (bien qu'il y ait toujours une grosse partie de signaux, même dans les signes improvisés). Mais un potentiel existe néanmoins, car évidemment, quelques mouvements de l'incitateur ne peuvent être cause suffisante de tout un comportement chez le récepteur. Ce dernier a compris, a saisi un sens complet par une invention reconstituante, à partir de données très fragmentaires, parce qu'il était déjà tendu vers ce sens, qu'il était déjà en rapport avec le monde des « sens ».

Dans le développement et l'instinct, les soi-disant causes sont évidemment des signaux. L'essentiel réside dans le potentiel mnémique évoqué. Qu'une tranche mélodique de comportement soit évoquée, on peut l'expliquer par une sorte de décrochage. Mais une fois évoquée, elle se déroule comme un tout, et l'on ne peut la morceler à l'infini. En demandant à un enfant de réciter une fable, on « décroche » sa mémoire ; mais quand il a commencé à dire : « Maître corbeau sur... un arbre perché », il ne saurait être question de prétendre que la prononciation du mot « sur » entraîne, par « causalité-poussée », le mot « un », et que le mot « un » entraîne le mot « arbre ». A plus forte raison, il serait absurde de prétendre que le son *a* entraîne par causalité-poussée le son *r*, celui-ci le son *b*, etc..., de la même façon que les molécules de gaz font pression sur le manomètre. Il peut exister des micro-signaux cérébraux de relance à toutes les articulations secondaires de la mélodie — micro-signaux dont l'absence peut expliquer certaines formes d'aphasies, micro-signaux que le cortex, probablement, a pour rôle essentiel de garder en réserve — mais plus certainement encore, un thème global doit être en quelque sorte transversal au déroulement de la récitation. Pour l'enfant, les mots « sur », « un », « arbre » n'ont pas d'existence séparée. Quand il se met à réciter la fable, son intention consciente englobe au moins des ensembles comme « maître corbeau » et « sur un arbre perché », qui, phonétiquement et neurologiquement, sont encore d'une extrême complexité. Dans l'ensemble intentionnel il n'y a pas à se demander « où » sont, — au sens classique du mot « où », — les mots « sur » « un » « arbre » ou les sons *a*, *r*, *b*. Postuler un crypto-déterminisme à « l'intérieur » de ces ensembles ou de ces thèmes, est encore plus certainement arbitraire que de vouloir localiser un corpuscule dans son domaine de probabilité. Au temps du règne de la physique classique, on devait être tenté de ramener à toute force l'action des signes à celle des signaux, celle des signaux à celle des déclencheurs, et finalement celle des déclencheurs à celle des causes *a tergo*. Ce serait inexcusable aujourd'hui. Non seulement le cas 1, la pression de la vapeur, est un phénomène purement statistique, mais le cas 2, lui aussi, est statistique, secondaire, et non primaire. Le dynamisme du ressort bandé ou de l'explosif n'est pas plus primitif ou plus fondamental que le dynamisme, à potentiel mnémique, de l'instinct et de l'habitude. Bien au contraire, selon la microphysique, les effets macroscopiques de dynamisme reposent sur l'effort de chaque molécule individuelle pour se restructurer conformément à des principes de résonance, de compatibilité d'états, de normalisations diverses, où n'interviennent pas de simples influences causales *a tergo* et se propageant de proche en proche. Les cas 3 et 4, qui représentent vraiment des actions individuelles, sont donc primaires et irréductibles.

Théoriquement, le cas 4, l'action improvisée d'un signe, semble encore plus primitif que le cas 3, qui suppose une formation temporelle et historique de mémoire. En fait, signes et signaux sont indissociables, et l'instinct consiste précisément dans l'action de stimuli-signes ou de stimuli-signaux innés, pour lesquels il est plausible, mais seulement plausible, de chercher une origine historique dans un conditionnement progressif de toute l'espèce, qui est capable aussi d'invention. Improvisation signifiante, et mémoire signifiante, sont toujours ensemble, à des dosages différents, dans toutes les actions des organismes, et dans tous les développements épigénétiques. La reproduction qui aboutit à refaire un individu semblable à des millions d'autres, se comportant comme des millions d'autres, garde néanmoins toujours un caractère thématique et improvisé ; elle est toujours harmonisation, régulation des inévitables perturbations accidentelles.

La confusion insoutenable d'un signal et d'une cause *a tergo* apparaît particulièrement choquante lorsque l'on prétend considérer une substance chimique comme cause, soit du développement, soit du comportement instinctif. Il est vraiment absurde d'avoir forgé le mot d' « organisine » pour l'appliquer à une substance, ce qui suggère qu'une substance peut être par elle-même responsable de l'organisation. La diffusion d'une substance chimique ne peut faire rien d'autre qu'évoquer, appeler une phase de développement dans une aire embryonnaire. Une substance chimique ne peut être, de toute évidence, qu'un signal, qui localise, dans le temps et l'espace, le passage à l'actuel d'une mélodie formatrice autonome. Il n'est pas moins absurde de parler comme si une hormone, par exemple la prolactine, contenait le secret de l'instinct maternel, ou le testostérone, celui du comportement mâle. Comme le remarque justement A. Portmann, pour beaucoup de chercheurs contemporains, par suite d'une véritable perversion logique, les traits morphologiques ou les comportements instinctifs des êtres vivants finissent par sembler de simples sous-produits du chimisme interne et à leurs yeux, ils n'ont plus d'autre rôle que de servir d'indicateurs d'une action des facteurs hormonaux, considérés comme essentiels. La crête du Coq n'est plus qu' « une sorte de monomètre dans la machinerie des hormones, un index coloré, facile à lire, qui indique le niveau hormonal ». Cette inversion ou perversion est d'autant plus inexcusable que, dans la circonstance, c'est même plutôt une absence d'hormone femelle qu'une présence d'hormone mâle qui est censée être « cause » de la crête du Coq.

Duhamel, écrivant en médecin, et non en romancier, médite sur l' « influence étrange et décisive des hormones sexuelles », et il y voit un phénomène « bien propre à consterner l'esprit... Tous ces penchants humains dans lesquels nous aimons à chercher notre semblance à la divinité, le besoin de servir, le goût de protéger et d'assister, l'esprit de dévouement, aussi bien que l'élargissement des os des hanches, ou la transformation du larynx, apparaissent maintenant comme plus ou moins déterminés par le travail de ces tissus dont des chercheurs obstinés s'efforcent aujourd'hui d'extraire quelque

drogue magique » (1). Magique est le mot. Magique en effet serait l'efficacité d'une substance chimique qui créerait des organes et des instincts. On ne caricaturerait pas le mode de pensée des biologistes et des psychologues férus de causalité par la physique et la chimie, en disant que, pour eux, toute l'œuvre de Proust serait scientifiquement explicable par la composition chimique de la tisane et du gâteau absorbés à Combray. Pour eux, la vraie manière de comprendre Proust serait d'isoler, dans la fameuse madeleine, la substance chimique active. Certains savants auraient cru d'abord à l'action d'une substance contenue dans la farine du gâteau mais d'autres se seraient ralliés, ensuite, à une théorie plus raffinée, qui attribue l'efficacité principale à la vanilline.

Une hormone agit évidemment plutôt à la manière d'une odeur ou d'une saveur mnémiquement évocatrice. Elle n'est qu'un anneau dans une chaîne, dont les chaînons essentiels ne sont pas localisés dans l'espace. Elle n'est qu'un moyen signalétique secondaire, au service d'une mélodie mnémique, dérivant elle-même d'une intention vitale. Il est instructif de constater, chez beaucoup de Mammifères « à territoire » l'instinct du marquage de places déterminées : arbre, pierre, etc..., au moyen d'urine ou de sécrétions glandulaires spécialisées. Ce marquage constitue un véritable emploi d'hormones en circuit externe. Le rôle des hormones se révèle dans cet emploi intentionnel. C'est un moyen subordonné de relance mnémique, d'auto-signalisation mnémotechnique. L'hormone n'est pas une cause, mais un signal au service d'une activité finaliste.

***

Croire au caractère finaliste de l'instinct, implique donc, nous le voyons, une thèse corrélative assez surprenante, et qui aurait paru fort choquante au temps de la physique classique : la finalité implique la réalité d'un potentiel de significations et de mémoires, au-delà de l'espace, potentiel qui émerge dans l'espace en l'informant, quand il est appelé par signaux appropriés. Elle implique une deuxième thèse, liée à la première, et tout aussi surprenante pour les vieilles habitudes d'esprit scientifique : l'efficacité de la conscience. La notion même de finalité implique évidemment que le sens, l'intention sensée agit efficacement, unifie activement les phénomènes physiques subordonnés, qui, sans l'intention sensée, se dérouleraient selon de pures poussées aveugles.

Cette intervention efficace du sens dans le déroulement des causes *a tergo* n'est pas autre chose que la conscience. Être conscient, c'est toujours saisir une signification ou une expression à travers des événements physiques, ou c'est imposer aux événements physiques une signification. La conscience est la zone de jonction de l'actuel, de l' « ici-maintenant », et du potentiel trans-spatial. Elle n'est pas un épiphénomène parallèle au monde physique,

(1) *Biographie de mes fantômes*, p. 32.

elle est intervention informante, active, d'une intention signifiante dans les causes actuelles.

Mais voyons ce que donne la thèse contraire du causalisme mécaniste strict. Guillaume, par exemple, l'a énoncée avec beaucoup de clarté. Il commence par préciser les différences entre la physiologie, étude des fonctions, c'est-à-dire, d'après lui, des mouvements organiques, et la psychologie objectiviste du comportement. Mais le comportement est aussi, d'après Guillaume, un ensemble de mouvements. La seule différence entre physiologie et psychologie, est que les mouvements étudiés par le physiologiste sont plus élémentaires, tandis que le comportement est considéré par le psychologue sous un aspect plus « intégré ». Soit un lièvre courant vers son gîte. Le physiologiste étudie les modes neuro-musculaires de sa locomotion, le psychologue, les conditions d'ensemble de cette locomotion. Le psychologue objectiviste tient compte de l'ensemble de la situation organisme-milieu : lièvre-allant-vers-son-gîte, sans s'arrêter aux détails d'exécution. Il étudie *en gros* les conditions générales des déplacements de l'animal dans le milieu, alors que le physiologiste étudie les mécanismes d'effection. Ainsi, d'après Guillaume — et beaucoup d'autres auteurs, notamment Tolman — le psychologue dégrossit, en somme, le travail du physiologiste, un peu comme le physicien des XVIIIe et XIXe siècles étudiait en gros les lois de l'électricité statique, du courant électrique, des combinaisons chimiques, tandis que le physicien du XXe siècle étudie dans le détail les structures électroniques. Les lois du comportement représentent une étape intéressante et nécessaire de la science : « Que telle radiation lumineuse provoque chez une Daphnie une réaction tropique... c'est ce que l'on peut établir par l'observation sans rien savoir encore des appareils récepteurs et moteurs qui interviennent ici. De même, l'ophtalmologiste établit par une méthode psychologique (« pouvez-vous lire? »), votre degré d'acuité visuelle, sans s'appuyer, en général, sur une investigation directe qui serait beaucoup plus difficile » (1).

Ce point de vue est très contestable. Il revient à croire que le comportement global n'est que la somme, la résultante, des mouvements physiologiques « moléculaires », qu'une analyse physiologique idéale atteindrait, de même que le courant électrique n'est que la somme des phénomènes électroniques. Dans cette hypothèse, le lièvre, en fuyant vers son gîte, ne ferait rien ; il n'agirait pas plus que n'agit un organisme subissant une crise d'épilepsie ou de catatonie. Sans doute, Guillaume, en « Gestaltist », précise que le comportement est plus « intégré ». Mais que faut-il entendre par là? Par quoi est-il intégré? Selon ses postulats de base, il ne peut admettre qu'une intégration par un système physiologique superposé, ou par un équilibrage d'ensemble, de même ordre que l'équilibre des charges électriques d'un condensateur. Il ne peut répondre : « intégré par la conscience ». Et pourtant, c'est la seule réponse possible.

Le retour au gîte du lièvre est un comportement, non seulement intégré,

(1) *Psychologie animale* (Ar. Colin).

mais qui a un sens (*meaning, Bedeutung*). Si l'idéal de la science est d'arriver à l'analyse complète aboutissant à des mouvements et structures microscopiques, cet idéal est contradictoire. Une fois atteint, son objet même a disparu. Le comportement expliqué n'est plus un comportement. Ou bien le comportement n'est qu'une somme ou un enchaînement de proche en proche de mouvements, et il ne mérite pas son nom, il n'est qu'un fonctionnement — ou bien il est plus qu'une somme de fonctionnement, et l'intégrateur est nécessairement autre chose qu'une structure actuelle encore et fonctionnante, superposée aux autres, mais incapable de transfigurer leur nature.

Abandonnons toute prétention au purisme de l'objectivité, et faisons appel — comme le suggère Bierens de Haan — à l'intuition individuelle. Si c'est moi, et non le lièvre qui, pour échapper à quelque danger, fuis vers ma maison, ce que j'éprouve consciemment, c'est précisément le sens général de mes mouvements, et non les mécanismes microscopiques de ces mouvements. Je serais bien incapable d'énumérer les neurones et muscles intéressés. La conscience semble donc bien être ce qui fait que le comportement est quelque chose de plus que la somme de ses constituants élémentaires. On ne comprendrait pas son existence si le comportement « molaire » n'était que la somme et la résultante des mouvements physiologiques moléculaires. Or, en fait, on trouve que le comportement est plus que la somme des mouvements, et la conscience se présente, pour combler cette différence. Il est vraiment naturel d'attribuer à la conscience le rôle d'intégrateur réel. Lorsqu'un physicien compare les poids atomiques des corps simples, il peut établir aisément la courbe du « défaut de masse », et il sait d'avance, dès lors, quelle fusion ou fission nucléaire est capable de donner de l'énergie. De même ici, le décalage entre « somme de mouvements physiologiques élémentaires » et « comportement authentique », indique qu'il faut chercher un intégrateur, un synthétiseur concret. La conscience est ce synthétiseur, elle est la force des liaisons qui introduisent un sens dans le jeu des fonctionnements physiologiques utilisés. Mac Dougall a évidemment raison contre Tolman, Guillaume, et tous ceux qui prétendent rendre justice à l'aspect finaliste du comportement, tout en se refusant à faire de la conscience un intégrateur efficace. Un comportement authentique est l'indice certain d'une conscience efficace.

Une véritable psychologie du comportement, loin d'être opposée, comme elle le croit elle-même, à une psychologie de conscience, ne fait qu'un avec elle. Les deux psychologies sont finalistes, et s'opposent à une psycho-physiologie purement causaliste et mécaniste, aussi bien qu'à un animisme ou à un spiritualisme magique, qui détacherait la conscience des fonctionnements ou des comportements plus élémentaires qu'elle intègre dynamiquement. La conscience finaliste n'est ni épiphénomène, ni manifestation d'un esprit pur venant comme un souffle animateur. Elle est l'efficacité d'un sens ou d'une mémoire trans-spatiale, mais étroitement unie aux fonctionnements physiques subordonnés. Elle est tissée avec les fonctionnements, et elle est même ce qui tisse, ce qui lie les éléments « microscopiques » des fonctionnements, de manière à les transformer en comportements.

Pour l'utilité méthodologique, et à titre provisoire, il peut être justifiable d'établir, comme le veut Tinbergen (1) une séparation stricte non pas seulement, comme dans la vieille hypothèse paralléliste, entre les faits de conscience et les faits physiologiques, mais entre trois domaines d'expérience ou d'étude possible.

a) Le domaine et l'étude des *causes* dans lesquelles Tinbergen confond les stimuli-signaux, la sensibilisation interne, les structures anatomiques toutes montées.

b) Le domaine et l'étude de l'*orientation* des instincts, de leur rôle biologique de fait.

c) Enfin, le domaine des états de *conscience*, qui apparaissent au cours des comportements et qui *semblent* les contrôler.

Pour la doctrine « séparatiste », il faut éviter toute contamination entre ces trois domaines. Soit le lièvre regagnant son gîte, ou le faucon en train de chasser. L'étude des causes du comportement (état hormonal, stimuli, fonctionnement des centres nerveux) doit être soigneusement tenue à part de l'étude du rôle de l'instinct, et de ses résultats favorables en fait. La question : « Pourquoi, quelle utilité? » est légitime, mais ce qui est illégitime, c'est de confondre la question « Pourquoi? » avec la question « Par l'effet de quelles causes? ». L'instinct se trouve avoir une fin qu'il est légitime d'étudier. Mais cette fin ne peut jouer le rôle d'une cause : « L'affirmation du fait que le cœur et les artères battent dans le but de maintenir un afflux continuel de sang artériel au cerveau, ne paraîtra pas au physiologiste une réponse satisfaisante à la question : « Quelles sont les causes qui entrent en jeu... » De même l'affirmation de fait : « Le faucon chasse pour se procurer de la nourriture », « Le lièvre court pour gagner son gîte », n'est pas davantage une réponse satisfaisante à la question de celui qui étudie les comportements instinctifs ».

La contamination de la recherche des causes et de l'étude des états de conscience est, d'après Tinbergen tout aussi fâcheuse. Le savant ne nie pas les phénomènes subjectifs chez les animaux. Mais les faire intervenir dans l'explication causale, dire « Le lièvre regagne son gîte *parce* qu'il a peur » ou « Le faucon chasse *parce* qu'il a faim », c'est employer l'expression « *parce que* » d'une manière qui ne produit que confusion.

Le séparatisme de Tinbergen a certainement des avantages méthodologiques, — l'œuvre de Tinbergen en fait foi, — mais il est non moins certainement intenable au fond et à la longue. Disons même qu'il représente un maximum d'invraisemblance. A ce degré, les vertus méthodologiques d'une hypothèse fausse paraissent contestables, ou vite épuisées. Par quel miracle ces trois ordres de faits peuvent-ils bien coïncider ? Représentons-les sur trois colonnes parallèles

1	2	3
Orientation du comportement	Phénomènes subjectifs	Causes-effets

(1) *Étude de l'instinct.*

Par quel miracle la colonne 3, des causes et des effets, se trouve-t-elle conforme à ce que l'on trouve, dans la colonne 1 sur l'orientation de fait du comportement? Et à quoi sert le contenu de la colonne 2? L'intérêt de ce parallélisme triple, comparé au parallélisme classique (borné à 2 et 3), est qu'il suggère encore plus irrésistiblement la thèse finaliste. La conscience apparaît naturellement comme médiatrice entre les besoins essentiels, l'orientation nécessaire de l'organisme, et l'enchaînement des causes subordonnées, aboutissant ainsi, grâce au dynamisme de la conscience, grâce aux besoins conscients (*drives*), qui infléchissent cet enchaînement à la satisfaction des besoins essentiels (*needs*). Dans la faim de l'Oiseau de proie en chasse, on surprend précisément la transformation du besoin essentiel (se nourrir), conforme à la nature, aux exigences de l'organisme vivant, à son orientation essentielle, en *drive*, en cause dynamique, capable d'agir sur les causes *a tergo*.

La faim, comme la plupart des états subjectifs, est à la fois orientante et pressante. Elle est, à demi, cause *a tergo*. A demi seulement car elle est aussi « orientante »; elle n'épuise pas son efficience dans un seul effet : si l'animal ne réussit pas à apaiser sa faim d'une manière, il essaie d'une autre. Mais d'autre part, la faim n'est pas la représentation lucide de l'utilité vitale du comportement qu'elle « dynamise ». La faim est l'orientation à l'état concret. Le besoin conscient ou subconscient est l'anneau intermédiaire, il est la finalité se faisant force et cause. La conscience-besoin est la preuve que le séparatisme ne peut tenir devant les faits, que la finalité ne doit pas seulement être constatée, après coup, dans le dernier chapitre d'une étude sur l'instinct, mais qu'elle est efficace, dynamique, liante et infléchissante.

La lamarckisme est sans doute faux sous sa forme classique : le besoin individuel ne peut miraculeusement, à l'échelle macroscopique, remodeler les organes d'une espèce. Mais il a certainement quelque chose de vrai dans l'ordre de l'instinct, car la causalité semi-orientante, semi *a tergo* du besoin est un fait patent. Et il a d'ailleurs quelque chose de vrai dans la micro-physiologie, où nous l'avons vu, on retrouve, à l'œuvre, l'instinct comme instinct formatif ou comme régulateur primaire. Que le cœur batte *pour* maintenir un afflux de sang dans les organes, ce n'est pas une explication aux yeux du physiologiste, dit Tinbergen. Il faut plutôt répondre : « Oui et non ». « Non », certes, si l'on prend cette explication en gros comme au XVIIIe siècle. Mais on peut fort bien répondre « oui », si l'on descend dans le détail de la physiologie et de la formation, si l'on arrive au niveau microscopique des régulations orientantes qui précèdent les mécanismes massifs de la circulation et continuent à les surveiller. Les battements du cœur embryonnaire, extrêmement primitif, se confondent à l'état naissant avec les rythmes et les mouvements embryonnaires eux-mêmes. Les électro-cardiogrammes du cœur de l'embryon de poulet au quatrième jour sont déjà semblables à ceux de l'adulte, par les rythmes propres des cellules musculaires, et alors qu'il n'y a pas encore de contrôle nerveux. Comment alors soutenir que la seule analyse scientifique ne peut porter que sur les enchaînements de causalité des montages secondaires? La formation des structures organiques ressemble à une mise en

place de moyens plus qu'à une succession de causes et d'effets. Elle ressemble au comportement du lièvre rentrant au gîte par des moyens variés et improvisés selon les besoins. Le micro-cinéma accéléré montre, par exemple, des cellules nerveuses développant leur cone de croissance et cherchant leur voie entre les autres cellules avec des mouvements amiboïdes, guidés par des stimuli-signaux émanant des fibres musculaires à innerver.

Peu de faits biologiques sont mieux établis que l'efficacité de la conscience. Les expériences bien connues de Roesch sur les abeilles prouvent que le développement organique s'adapte dans une certaine mesure aux besoins psychologiques des individus, que les transformations anatomiques ne sont pas toujours la cause, mais sont parfois l'effet, d'un changement de fonction, lui-même déterminé par un besoin psychologiquement ressenti. Il est avéré que, pour les femelles de nombreuses espèces d'Oiseaux, le facteur régularisant de la ponte, que l'on s'attendrait à trouver de nature toute physiologique, est au contraire psychologique. La ponte cesse dès que le nombre normal d'œufs est atteint, bien que l'ovaire contienne encore beaucoup d'ébauches. Le facteur régularisant est l'impression visuelle, car l'oiseau poursuit la ponte si l'expérimentateur lui enlève des œufs. De tels faits rendent fort vraisemblable la thèse de A. Portmann selon laquelle il y aurait, chez les animaux et les végétaux, des organes « a être vus ». Il est tout à fait certain que la nature, bien avant les expérimentateurs, a employé, pour régler les rapports des organismes entre eux, des stimuli-signaux, des leurres, des déclencheurs psychiques, des stimuli-gnosies. Ce qui serait bien étrange, on l'avouera, si la conscience n'était pas une réalité biologique efficace et dynamique.

Le rôle actif de la conscience apparaît aussi nettement dans le *learning*. Les expériences n'ont cessé d'infirmer la vieille conception du *learning* comme établissement de liaisons physiologiques excitant-réponse. Elles y découvrent plutôt la formation de « structures cognitives », l'organisation de nouveaux systèmes de *sign-gestalt-expectation*. L'organisme apprend, non des mouvements, mais des significations. L'effet de la « satisfaction », dans l'apprentissage, l'étrange récurrence du temps qu'il est nécessaire de postuler pour comprendre comment le succès d'une action, relativement à la tâche, peut « confirmer » l'action qui l'a amené, est inconcevable si elle n'est pas interprétée comme le mode d'être de la conscience dont l'essence est de survoler tout un domaine de temps aussi bien que d'espace.

La conscience efficace qui se manifeste dans les expériences de Roesch ou dans le *learning* est, il ne faut pas l'oublier, une conscience seconde, dérivée. Superficielle, elle ne peut avoir que des effets superficiels. Mais elle suppose une conscience primaire inhérente déjà aux comportements plus élémentaires qu'elle organise. Au niveau de l'expérience psychologique courante, il est légitime d'opposer, par exemple, la maturation physiologique à l'apprentissage conscient. Mais, à regarder les choses de plus près, cette maturation physiologique suppose déjà elle-même des comportements, plutôt que des fonctionnements, cellulaires ; elle suppose par conséquent, en vertu de l'équi-

valence que nous avons soulignée, une conscience cellulaire et plus généralement, une conscience organique. Les nerfs qui, dans les expériences de P. Weiss, vont innerver le membre surnuméraire greffé de la Salamandre, ne se trompent jamais sur la « qualité » des muscles à innerver, même s'ils ne sont pas les nerfs qui, normalement, vont innerver le membre normal correspondant. Tout se passe comme s'ils connaissaient « l'identité » des muscles. Weiss a souligné lui-même l'analogie entre les « champs » équipotentiels, dans la moelle épinière de la Salamandre, et l'aire visuelle du cortex, capable aussi de reconnaître une forme quel que soit l'endroit où elle se projette. Or, cette équipotentialité de l'aire visuelle n'est que l'aspect objectif de ce qui nous apparaît comme le caractère même de la conscience visuelle pour laquelle, par une sorte de survol absolu, un triangle reste un triangle, même s'il se déplace dans le champ visuel.

L'efficacité de la conscience, — primaire ou secondaire, — que suppose la finalité organique et la finalité de l'instinct, loin d'être une anomalie dans le système des phénomènes, est donc au contraire un fait absolument fondamental. Il est impossible d'établir une barrière nette entre la conscience seconde, qui intègre les fonctionnements du cortex, la conscience primaire des aires embryonnaires, qui apporte des différenciations selon la mémoire spécifique, la conscience cellulaire qui adapte dans le détail les structures et les fonctions des organes, la conscience des virus, des bactériophages, et des macromolécules, qui se manifeste dans leur rythme physiologique et leur reproduction. Il y a même de nombreuses raisons de penser que toutes les liaisons et toutes les interactions, dans l'ordre de la microphysique, impliquent des zones d'équipotentialité, de « délocalisation » des particules de liaison (1), les énergies de liaison dans un système s'accompagnant toujours d'une désindividualisation partielle des constituants. L'impossibilité de se représenter les particules participant à la liaison comme des objets, a pour contre-partie l'obligation de leur accorder une sorte d'être par « survol absolu », analogue à celui du champ visuel.

Cette généralisation n'est pas une vaine fantaisie. Elle est suggérée par toute la science contemporaine. Elle permet, d'autre part, dans le problème de la finalité de l'instinct, d'échapper à une grave difficulté, celle du dualisme absolu entre la conscience finaliste d'une part et, d'autre part, une matière supposée inerte et censée soumise à la causalité *a tergo*. Le dualisme absolu rendrait bien précaire la croyance, — même si elle était appuyée sur les faits, — au caractère finaliste de l'instinct. L'esprit humain n'aurait de repos qu'il n'ait de nouveau retrouvé l'unité; et il serait tenté de sacrifier le caractère finaliste, alors que c'est la finalité individuelle, au contraire qui est la réalité universelle. Cette finalité individuelle est masquée par l'accumulation même des individus formant des foules, foules où se produisent, secondairement, des effets de causalité *a tergo*.

(1) Les molécules à liaisons dites « localisées » ne sont telles que relativement. Il y a délocalisation dans toutes les liaisons.

Un certain dualisme existe bien à tous les étages. Les forces et liaisons des organismes luttent contre les équilibres physico-chimiques; les multicellulaires doivent, pour vivre, tenir en échec la spontanéité de la vie cellulaire; la conscience psychologique lutte souvent contre l'instinct. Mais le dualisme est toujours relatif. Il ne signifie pas l'opposition de deux genres d'êtres, mais seulement un effort d'intégration, superposé à des réalités qui doivent elles-mêmes, déjà, leur existence à des efforts d'intégration de même nature. D'un étage à l'autre il n'y a pas une interaction incompréhensible de l'esprit et du corps, de la conscience et de la matière, car l'efficacité de la conscience est partout; elle fait et elle tient toutes les formes qui ne sont pas de purs amas, et elle ne lutte que contre elle-même.

C'est encore au long règne de la physique classique qu'est dû le préjugé de l'inefficacité de la conscience, qui commande à son tour le préjugé anti-finaliste. Il est bien évident que le dynamisme de la conscience, quantitativement très faible, et qui ne peut se manifester à l'échelle macroscopique que par des relais superposés, dans un organisme complexe, ne peut rien contre les foules ou les amas inorganisés qui constituent la presque totalité de la nature physique, et que la physique a étudiés presque exclusivement jusqu'au XX[e] siècle. La conscience seconde, prolongeant la conscience primaire de l'organisme, qui cherche instinctivement à se déplacer, peut, en superposant des relais techniques aux relais organiques, construire un gigantesque transatlantique, capable de traverser confortablement l'océan. Et pourtant la conscience de l'homme ne pourrait évidemment rien, par dynamisme direct, contre la vague la plus modeste. Ce n'est pas l'instinct migrateur de l'hirondelle qui lutte contre le vent, ce sont ses muscles. Mais il n'empêche que, sans l'instinct migrateur, sans les instincts encore plus fondamentaux de la vie, les muscles ne transporteraient pas l'hirondelle si loin, ou plutôt l'oiseau, comme machine à voler, n'existerait pas du tout.

DISCUSSION

P. BÉNASSY. — Il est impossible de discuter point par point le beau rapport de M. Ruyer, il y faudrait consacrer une intervention plus longue que le rapport lui-même.

Je voudrais seulement analyser la marche de la pensée de M. Ruyer tout au long de ce rapport (je sais ce qu'il y a d'injuste dans ce genre d'arguments où l'on arrive quelquefois à faire dire à un auteur ce qu'il n'a pas dit) et préciser ensuite quelques points qui m'ont paru spécialement importants.

Il me semble que M. Ruyer ne pouvait faire autrement que de retrouver dans l'instinct, la conscience, le thème, l'intention (je crois reconnaître ici la pensée de Husserl) à partir du moment où il l'avait mise dans l'atome. Ce n'est pas seulement l'amour, mais aussi la métaphysique qu'on peut comparer aux auberges espagnoles d'antan où l'on ne trouvait que ce qu'on apportait. En

nous disant que l'électron « est ce qu'il est parce qu'il fait ce qu'il fait », M. Ruyer semble comprendre que l'électron existe au moment où il agit, ce qui est le principe de la philosophie existentialiste. Mais, le physicien entend qu'il ne connaît l'électron qu'à l'instant où il enregistre ses actions, son comportement (en fait, il ne doute pas, je ne sais s'il a tort, que l'électron existait avant l'instant où il enregistre ses actions). Il me semble impossible de conclure de ce fait que les mouvements d'une particule sont un comportement dirigé par une conscience.

En fait, il est exact qu'on ne connaît la particule que par ses actions, mais on peut se demander s'il existe vraiment un mobile corpusculaire. La particule est définie, à travers un formalisme mathématique qui me dépasse, et si j'en crois le spécialiste, par le fait qu'elle apparaît suivant des nombres entiers. De même, l'onde, qui est l'autre aspect du même phénomène, n'est pas une onde réelle (pilote) comme semble le croire M. Ruyer, mais une onde de probabilité d'apparition ou de présence.

Mais cela ne veux pas dire qu'il n'existe pas une réalité d'un ordre différent qui ne peut s'exprimer ni dans le formalisme mathématique dont on dispose à l'heure actuelle, ni dans nos intuitions temporo-spatiales, déjà inadéquates à l'échelle macroscopique. On ne peut connaître (Heisenberg) le comportement d'une particule isolée car elle est une abstraction, ce qui se meut c'est un champ de particules, et nous abordons à peine l'étude du champ. En fait, avec votre hypothèse, il n'est plus besoin d'étudier la mécanique du champ et c'est là le reproche essentiel que je reprendrai tout à l'heure. Si donc, nous ne mettons pas de conscience au point de départ, nous ne la verrons pas apparaître avant le moment où nous étudions un sujet conscient, c'est-à-dire capable de communiquer à autrui ses propres événements vécus. Je voudrais maintenant signaler quelques points où les affirmations de l'auteur me semblent ne pas s'appuyer sur les faits.

1° Il n'est pas exact que *tout* automate ait un comportement voulu et prévu par le constructeur.

En effet, : *a)* Von Neumann et Turing indépendamment l'un de l'autre, ont montré la possibilité logique de construire un automate capable de construire un automate plus compliqué que lui-même; *b)* Ashby a créé des machines qu'il appelait « égoïstes » (par oppositions aux machines « altruistes » travaillant pour leur créateur) dont son homeostat n'est que le modèle matériel. Leur comportement est imprévisible car il varie suivant les circonstances, mais une telle machine est capable de mémoire donc d'apprentissage et les courbes d'apprentissage de telles machines sont étonnamment semblables aux courbes de conditionnement d'animaux. Le constructeur a donné à cette machine, non pas une intention ni un besoin, mais une propriété physique extrêmement générale, et une seule, celle de rétablir l'équilibre pertubé (dans certaines limites). Mais il faudrait peut-être dire ici que conscience, au sens de M. Ruyer, et tendance à rétablir l'équilibre sont des termes équivalents, ce que je ne me refuse pas à admettre; *c)* l'importance du feed back est extrême. En effet, tout organisme agit sur son environnement et celui-ci agit à son tour sur l'organisme et Ashby a parfaitement raison de décrire et d'étudier l'organisme et son milieu comme un seul système.

Qu'on ne me fasse pas dire que j'assimile superficiellement un montage électrique et le système nerveux, une machine et un homme. Je sais bien qu'un axone n'est pas un fil électrique, ni une cellule nerverse une *black-box*, ni un homme un robot. Je veux simplement dire que ce qu'il est convenu d'appeler la cybernétique nous fournit des modèles axiomatiques mathématiques et qu'il n'existe pas de contradiction logique entre ces modèles et ce que nous savons de la psychologie et de la physiologie. A mon avis, le plus grand reproche qu'on puisse faire à la cybernétique, est qu'elle n'a pas encore permis, à ma connaissance, de poser des problèmes nouveaux qu'on puisse résoudre expérimentalement.

2° La fonction n'est pas un effet de la structure dit M. Ruyer. Bien sûr, mais il ne faut pas oublier que la structure limite la fonction pour un organisme donné. Les fonctions qu'on observe chez différents organismes n'existent que pour l'observateur humain : il constate des résultats régulièrement obtenus grâce à certains mécanismes physico-chimiques, agissant dans certaines conditions et conclut à une fonction, la fonction comme la finalité est une abstraction et une hypothèse de travail.

3° Il semble, si j'ai bien compris, que M. Ruyer identifie conscience et mémoire et que l'instinct serait une mémoire. Si vous le permettez, j'évoquerai ici un mathématicien et logisticien universellement célèbre sous le nom de Lewis Caroll. Si vous vous en souvenez, c'est à la fin d'une conversation (elle a lieu au Pays des Merveilles) entre Alice et le chat du Cheshire (c'est un chat qui sourit tout le temps) qu'Alice se plaint de cette mauvaise habitude qu'a le chat d'apparaître et de disparaître soudainement, cela l'étourdit quelque peu. Très bien, dit le Chat, et il disparaît progressivement en commençant par la queue et en terminant par le sourire qui persiste quelque temps après que le reste s'est évanoui. Et bien! dit Alice, j'ai souvent vu des chats sans sourire, mais un sourire sans chat! c'est ce que j'ai vu de plus curieux dans toute ma vie. Tout cela pour vous rappeler une précaution qu'il faut toujours prendre en psychologie : se souvenir qu'il n'est pas d'attribut sans sujet. Woodworth et Marquis l'ont bien noté. Des substantifs comme mémoire, conscience, ne sont pas des êtres mais des verbes et des adverbes ou des adjectifs. Il n'est pas de mémoire mais des sujets qui se souviennent. Il n'est pas de conscience mais des sujets qui agissent ou qui pensent *consciemment*. S'il existe une conscience, une mémoire qui guide les comportements instinctifs, ce ne peut être que celle d'un sujet. Quel est-il? Dieu? Je ne demande pas mieux, alors, dites-le. Mais le point essentiel est que les interprétations non finalistes se passent de son intervention.

Dans un domaine voisin, M. Ruyer se refuse à accepter une mémoire qui serait préformée dans les gènes. Sans doute est-elle comme les « instincts formatifs », transpatiale, c'est-à-dire hors de l'espace. Et pourtant l'expérience de

Penfield est là pour nous montrer que la mémoire ou plutôt les souvenirs d'un *sujet* sont dans l'espace, sur fiches (*filed*) ou emmagasinés (*stored*) dit Penfield : la stimulation électrique de certains points du lobe temporel peut provoquer l'apparition de souvenirs visuels ou auditifs hautement organisés, concrets et spécifiques, quelquefois plus « vrais » que les souvenirs habituels et même des souvenirs de mélodies, progressant tant que l'électrode est maintenue en contact avec le cortex, s'arrêtant quand le courant cesse. Il faudrait discuter longuement les différentes sortes de mémoires, celle du lobe temporal semble différente de la mémoire thalamo-corticale, mais cela nous entraînerait vraiment trop loin. En tous cas, toute théorie de la mémoire doit tenir compte de faits aussi importants.

4° Enfin, quelques points de détail.

a) Il est inadmissible de distinguer scientifiquement des causes poussées ou pressions et des déclenchements. En fait, il s'agit toujours de cause *a tergo*, qu'il y ait dans le système changement d'état progressif ou quasi instantané. De même, signal et signe, comme l'a fait remarquer M. Wallon, ne sont que les points extrêmes d'une chaîne qui mène de l'acte à la pensée et dont les autres chaînons sont l'indice, le simulacre et le symbole. En fait, tous font intervenir le passé, et l'anticipation du futur d'après le souvenir du passé, y impliquent mémoire et anticipation.

b) Il est tout à fait justifié de dire que le comportement est plus que la somme des mouvements, mais il est injustifié de dire que la conscience se présente pour combler la différence. On peut très bien se passer d'elle et parler d'intégration (au sens non mathématique du mot) celle-ci n'étant sûrement pas une somme, mais peut être un produit, et s'il y a produit, pourquoi pas celui qui résulte de multiplications non commutatives de matrices de corrélations?

c) Quant à ce que M. Ruyer appelle le séparatisme de Tinbergen, je le trouve fort utile. C'est, à mon avis, la meilleure façon de prévenir le mouvement si constant de la pensée humaine qui est de projeter ses événements vécus subjectifs dans les objets et ainsi de toujours retrouver dans les autres ses propres modèles intuitifs inconscients.

Je rappellerai encore un fait, quoique j'ai déjà été bien long. Dans le laboratoire de M. Michotte à Louvain, un de ses collaborateurs, M. Mertens, a fait l'expérience suivante, qui n'est pas encore publiée, un sujet observe plusieurs mobiles qui semblent se toucher, s'éloigner, revenir, chacun ayant sa vitesse propre. Lorsqu'on dit au sujet « ce sont des mobiles, que font-ils? », il fournit des explications en termes de causalité. Lorsqu'on dit au sujet « imaginez que ce sont des personnes, que font-elles? » il fournit des explications en termes de finalité. Je pense donc que dans l'explication naïve des comportements humains, la finalité joue un rôle qu'on ne saurait surestimer. Ce rôle est moins grand dans une explication plus scientifique de ces comportements, cependant, il reste important. Mais il est redoutable de généraliser son rôle et de l'étendre aux cas où nous considérons des animaux avec lesquels toutes communications

d'états de conscience, d'événements vécus nous sont interdites... au moins jusqu'à nouvel ordre.

Je terminerai en disant qu'une synthèse philosophique, élégante comme celle de M. Ruyer, si satisfaisante qu'elle soit pour certains esprits, possède pour défaut capital celui d'arrêter toute recherche. A quoi bon s'efforcer d'établir la mécanique des champs et le mécanisme des comportements si nous savons d'avance que nous trouverons comme explication la conscience. Le vieux Bacon, une fois pour toute, a stigmatisé la finalité, certes elle est belle, mais c'est une vierge stérile.

R. RUYER. — Je répondrai point par point aux questions intéressantes du Dr. Bénassy :

1° En opposant à la physique classique, la physique des individualités atomiques, je retiens surtout, de cette opposition, que l'architecture générale du monde apparaît aujourd'hui sous un aspect tout nouveau. Les lois de la physique classique sont « secondaires », elles ne concernent que les foules. Les sciences vraiment « primaires », comme la psychologie, la biologie, la physique de l'atome individuel, sont en continuité et il est déraisonnable de prétendre comprendre un individu, quelqu'il soit, au moyen de lois secondaires, des lois de foule. Si tous les Parisiens, à cet instant, chassés par un cataclysme, se pressaient dans les rues étroites, ce « fluide » obéirait en gros aux lois de l'écoulement des fluides, mais il serait absurde de faire la biologie ou la psychologie du Parisien individuel au moyen des lois de ce genre. Sans prétendre savoir ce qu'est une individualité atomique, on peut être assuré qu'elle n'obéit pas aux lois d'une *foule* d'atomes.

2° Un automate est toujours « encadré » par une finalité humaine, comme un automatisme est toujours encadré par une finalité organique. L'automatisme est « utilisé », il n'est pas autonome. Les exceptions sont apparentes ou locales. Par exemple, le clignotant qui, sur un tableau de bord, signale à l'automobiliste : « pénurie d'essence », semble « encadrer » l'activité de l'automobiliste qui devra, à la première pompe, faire remplir le réservoir. Mais évidemment, cet automatisme est lui-même construit et « encadré » par l'intention du fabricant.

3° Il est difficile de soutenir qu'une « fonction » organique n'est telle que pour un observateur ! Que le cœur fasse circuler le sang est aussi objectif que sa structure.

4° La mémoire est trans-spatiale. La conscience est information active. Le « je » n'est qu'une différenciation de la conscience. Il n'y a rien d'absurde, au point de vue biologique, dans l'idée d'un « sourire de chat sans chat ». L'embryologie commence par des « déterminations » tout abstraites : gradient antéro-postérieurs, dorso-ventral.

5° Comment mettre dans l'espace — dans les gènes — les « agents structurants » à partir de quoi s'opérerait la différenciation extraordinairement complexe d'un organisme supérieur? D'ailleurs, « différenciation » signifie « apparition de différences ». Si les gènes étaient un « code script », la différen-

renciation n'en serait pas une, mais seulement un fonctionnement selon des différences déjà données. Quant aux expériences type Penfield (stimuli sur le cortex) l'évocation mnémique ainsi provoquée prouve simplement que le cortex peut contenir spatialement des « constellations d'appel ».

6° Je suis d'accord sur la parenté respective de la cause-poussée et du déclencheur, et d'autre part, du signal et du signe.

7° Le comportement ne peut être ni une somme, ni une résultante quelconque de mouvements considérés comme primaires. Il enveloppe et domine les affections motrices qui le réalisent, il n'en résulte pas. C'est précisément pourquoi les effections peuvent être variables. Un animal peut « fuir » par toutes sortes de procédés, se « réchauffer » par toutes sortes de méthodes et de moyens.

8° Le séparatisme de Tinbergen représente certainement une bonne méthode provisoire, mais il ne saurait être définitif, car, théoriquement, il représente la plus grande invraisemblance. Les expériences de Michotte ne prouvent rien. On peut « voir » comme causes mécaniques ou comme actions finalistes des ombres très schématiques, *ad libitum*. Mais c'est forcer l'interprétation que de « voir » les efforts d'un animal ou d'un alpiniste pour parvenir au sommet d'un rocher comme le pur effet de causes *a tergo*, aussi bien que de « voir » dans une avalanche, une intention méchante. Il est très contestable que le finalisme ou le « thématisme » soit stérile. Un psychanalyste sait mieux que personne qu'à l'origine des troubles névrotiques de son client, il y a des thèmes signifiants perturbateurs et non des « causes » à proprement parler, agissant par poussée. Tinbergen a reconnu que, dans son étude sur le ventilation des œufs par l'Épinoche, il avait été guidé par des considérations finalistes.

H. PIÉRON. — Ce que l'on peut obtenir avec les machines de la cybernétique, c'est une certaine imprévisibilité réactionnelle, quand des facteurs extérieurs, tels que la température, entraînent quelques modifications dans des équilibres de circuits très complexes.

J. BENOIT. — Je ne crois pas avoir attribué aux actions des hormones des facultés qui excèdent leurs propriétés réelles. En traitant des relations entre les hormones sexuelles et le système nerveux, dans mon rapport, j'ai écrit en effet : « ... Sans doute les hormones jouent-elles un rôle essentiel, mais le véritable caractère de la réponse, comme son existence même, relève, cela est évident, des effecteurs. L'hormone est bien motrice, mais elle n'est pas elle-même le moteur; elle ne fait que le mettre en action » et j'ajoutais : « Bien que dans la très grande majorité des cas, le comportement sexuel n'apparaisse que sous l'influence d'une hormone appropriée, on a observé parfois que certains actes de comportement se produisent en l'absence de l'hormone qui, normalement, les conditionne. »

R. RUYER. — Je ne puis que reconnaître, avec plaisir, que M. Benoit, ainsi du reste que M. Klein, n'accorde au facteur hormonal qu'un rôle mesuré, puisqu'il n'agit, selon lui, pas comme une cause, mais seulement comme un facteur conjugué avec le système nerveux, l'action du milieu etc... Personnellement, je crois que le produit de tous les facteurs spatiaux ne suffit pas encore, et que l'état hormone est surtout un « évocateur mnémique ». Les hormones de virage du sexe qui, ainsi que E. Wolff l'a montré, agissent précocement dans l'embryon, ne peuvent agir par l'intermédiaire d'un système nerveux à peine ébauché. Elles doivent évoquer directement une potentialité des tissus « compétents ». Or, il serait étrange que, dans ce dernier cas, elles soient « évocatrices de structuration » tandis que, en se conjuguant avec des mécanismes nerveux, elles ne soient que « déclencheuses de fonctionnement ».

H. PIÉRON. — M. Ruyer a élaboré une systémalisation philosophique très cohérente, et sur ce terrain, je ne discuterai pas. Il admet, comme l'a fait Lapicque, une conscience cellulaire, mais cette notion ne peut relever de la recherche scientifique, car il n'y a pas de critère objectif de la conscience.

Il m'a demandé ces jours-ci si j'étais toujours aussi mécaniste. Je tiens à dire que, si je reconnais comme un fait que les propriétés de la matière vivante ne peuvent être déduites de celles régissant la matière physique, je me limite à ce fait et entends rester sur ce terrain sans être, ni mécaniste, ni vitaliste, ni finaliste. Mais, ce que je n'admets pas, c'est que l'on ait « recours à la finalité » ou à la conscience, à titre d'explication.

R. RUYER. — Il vaut mieux, en effet, qu'un savant expérimentateur n'ait pas de théorie philosophique générale. Mais il peut, légitimement, y avoir aussi un moment pour chercher une cohérence théorique. Je soutiendrai qu'il y a des critères possibles pour la présence de conscience. Ce sont les mêmes que ceux qui permettent de parler de vrai comportement — par opposition à un enchaînement mécanique des mouvements — ou qui permettent de parler de vraie forme — par opposition à un pur amas, équilibre ou non, de particules. La conscience n'est que l'activité absolue d'une forme spatio-temporelle. Elle est liaison unifiante « absolue », je veux dire par là, liaison primaire, par auto-survol, et non liaison opérée de proche en proche comme par une colle. Il est donc permis de croire que partout où l'on peut constater une forme vraie, auto-subsistante et tendant à se conserver et à se reconstituer, il y a conscience — c'est-à-dire auto-possession de la forme par elle-même. Bien entendu, la conscience sensorielle est un cas particulier. L'organe sensoriel permet la modulation d'une forme organique par des excitants externes. Mais la conscience sensorielle serait inconcevable sans une conscience primaire de l'aire organique modulée. L'aire visuelle, par exemple, ne peut encore se regarder elle-même au moyen d'un œil cérébral.

M. KLEIN. — Aucun endocrinologiste de métier ne sera enclin à admettre qu'une hormone donnée est le facteur causal d'un comportement défini. Le diagramme que j'ai projeté et commenté à la fin de mon rapport a montré, je l'espère du moins, la multiplicité et les corrélations réciproques des facteurs dont l'ensemble constitue la régulation biologique d'une conduite donnée. J'ai

publié avec Gaston Mayer, une Communication au Congrès International de Philosophie des Sciences, Paris, 1949, dans laquelle nous énonçons quelques directives méthodologiques, concernant le rôle des hormones dans l'étude des comportements et où nous essayons de nous prémunir contre la naïveté simpliste ou redoutable que les non-spécialistes attribuent très volontiers aux endocrinologistes. Les quelques exemples, choisis parmi de nombreux autres, de puberté précoce, chez le jeune garçon et chez la jeune fille que j'ai projetés à la fin de mon rapport montrent la complexité du processus de la puberté, mais montrent aussi qu'une hyperactivité anormale de la surrénale constituait dans ces cas la cause des phénomènes observés. En ce qui concerne la notion de thème et de mélodie dans les processus de la vie, elle a souvent été énoncée par les biologistes, tout particulièrement en ce qui concerne le sens de la notion de finalité, les écrits de K. E. v. Baer, mais aussi sur l'interférence de la physico-chimie et d'idées directrices dans la biologie, les passages classiques de Claude Bernard dont je me permets de lire ici quelques lignes textuellement. Les belles et profondes réflexions méthodologiques n'ont pas empêché v. Baer et Cl. Bernard de faire des investigations sur la causalité en biologie, et de devenir l'un, un des plus grands embryologistes, l'autre un des plus grands physiologistes de tous les temps.

R. RUYER. — J'admets tout à fait qu'une déficience ou un déréglement hormonal puisse être responsable d'un déréglement organique, ou d'un déréglement de comportement. Mais il n'est pas, logiquement, permis de conclure que la normalité hormonale puisse être de la même façon, responsable ou coresponsable de la forme *normale* organique instinctive.

Je me permets de prendre une comparaison dans un ordre différent. Par suite de la mauvaise qualité des rouges dont se servait Léonard de Vinci, les lèvres de la Joconde sont aujourd'hui, certainement plus pâles qu'elles n'étaient lorsque le tableau venait d'être peint. La couleur, dans ses propriétés chimiques est donc « responsable » de ce déréglage chromatique du tableau. Mais on ne peut pourtant prétendre que la couleur, comme substance chimique, est responsable de la couleur comme « touche », choisie esthétiquement par le peintre, au moment où il a peint son tableau.

Revenons à la biologie : le poisson Fundulus devient monstrueux, cyclopique par fusion des deux ébauches oculaires, quand on ajoute du sel de manganèse dans l'eau où l'œuf se développe. Mais on aurait tort d'en conclure, avec Stockard, que si l'eau des océans contenait normalement des sels de manganèse, le Fundulus n'aurait normalement qu'un seul œil. L'organisme aurait certainement compensé d'une manière ou d'une autre.

Je voudrais bien convaincre M. Klein ainsi que M. Benoit, qu'en argumentant contre « l'état hormonal considéré comme cause » je ne prétends pas diminuer l'énorme importance de l'analyse expérimentale des conditions hormonales considérées comme chaînons indispensables des régulations organiques. C'est précisément parce que le système endocrine est « moyen » pour l'organisme, qu'il est capital de pouvoir intervenir sur lui. Pour cela, il faut

connaître ses procédés d'action pour suppléer, éventuellement, à une déficience surrénale.

Spéculativement, on est en droit de dire que l'installation du chauffage centrale n'est qu'un moyen au service des besoins de confort de l'homme. Mais le spéculatif serait absurde s'il prétendait conclure qu'il peut, en conséquence, se passer des services de l'ingénieur compétent.

D. LERHMAN. — Prof. Ruyer's objections to purely materialistic interpretations and explanations of animal behavior can be met, I think, by a consideration of the importance and role of natural selection in the evolution of such behavior.

Animals of very different evolutionary levels may show behavior patterns having the same kind of functional utility. A Hydra and a Rat may both show more food-taking behavior when they have been without food for some time than they do when recently fed. This does not, however, mean that the same thing goes on in the hydroid as in the Rat. In one case, each part of the animal independently reflects the effects of depletion of food substances. In the other case, the lack of food is reflected by an effect on central mechanisms which, in turn, reorganize the activity of the whole organism. Thus, a hydroid does not get « hungry » in the same way as does a mammal. The similarity between rat and hydroid, with respect to the functional relationship between food and activity, is therefore not due to anything which the Rat and the hydroid have in common in their physiological organization. We would surely deny that it is mere coincidence, since almost all animals share this similarity. Must we therefore assume an immanent, common over-all organization which is characteristic of living things, and which accounts for these commonalities at differend levels? I think not. Natural selection, many physiological and statistical aspects of which are now fairly well understood, ensures the gradual evolution of forms of organization which survive best in the environments in which they have evolved. It must be obvious that, whatever the underlying mechanisms, animals that eat when they physiologically need food will survive better than those whose food-getting activity is not closely related to their needs. Different animals can therefor develop, on quite different bases, mechanisms which serve the same purpose. But the notion of « purpose » is here defined objectively, in terms of the ability of the mechanisms to increase the probability of the animal's survival, rather than subjectively, in terms of the animal's « goal », or of the human observer's perception of the behavior. Behavior which is « adaptive » in that it uniquely fits the animal to its environment (including other members of its species) need not be « purposive » in the sense that the animal knows its function.

In analyzing the mechanisms of behavior, I do not think that biologists and psychologists make some of the errors which Prof. Ruyer sees. It is true that prolactin and testosterone do not « contain the secret of behavior ». We do not assume, when a hormone causes a behavior pattern to appear, that the hormone « contains » anything like the behavior, or anything which could,

by itself, explain the behavior. What we look for, rather, are effects which the hormones have on the animal's body which may explain what kinds of tensions or needs the animal reduces by the behavior. This kind of information never means anything all by itself, but contributes to an understanding of the behavior, along with many other aspects of our knowledge of its physiology and psychology.

Prof. Ruyer objects to our considering a chain of behavior patterns as a series of causes and effects. We do try to treat behavior patterns from the point of view of strict causality, but I think that Prof. Ruyer is incorrect in assuming that such causality must necessarily be conceived of as single factors « causing » single results. The causality we investigate when we study development is the way in which all the events going on at one stage cause the emergence of the next stage. It is possible to make a strictly causal analysis without oversimplifying the relationships between causes and effects.

M. RUYER. — Je reconnais certes que l'observation d'une orientation de fait, d'une finalité de fait dans une forme organique ou dans un enchaînement d'actes aboutissait à la survie de l'organisme ne prouve pas l'existence d'une finalité intentionnelle. Le recours à la sélection naturelle permet, théoriquement, d'éviter de passer de l'une à l'autre.

Il ne saurait être question, bien entendu, d'aborder un sujet d'une telle énormité. Je dirai seulement ceci : la sélection naturelle ne peut être l'unique facteur de toute la structuration des formes et des comportements organiques. Bien que les calculs de S. Wright et Fischer aient littéralement « médusé » les biologistes anglo-saxons, le calcul des probabilités montre que la sélection ne peut « ajuster » qu'un nombre limité d'éléments pour en faire un pattern qui serait finalisé en fait et non pas une intention réelle.

M. Lehrman admet, il est vrai, que les éléments ajustés par la sélection ont, eux-mêmes, une certaine ampleur et sont déjà des patterns relativement complexes. Mais comment conçoit-il cette complexité? S'il: s'agit d'une complexité « thématique » nous sommes d'accord. Si cette complexité des éléments ajustés par la sélection est déjà elle-même l'effet d'une sélection préalable, on revient à tout demander à la sélection, avec la seule différence que l'on demande en plusieurs fois au lieu de demander en une fois.

Quant au « besoin », je ne crois pas qu'il puisse être décrit comme une simple « pulsion ». Le besoin est aussi « aspiration » et c'est pourquoi il provoque un comportement appétitif. Le besoin est, précisément, la finalité devenant dynamique et efficace. Il manque de quelque chose agissant comme cause. Dans un feed back mécanique, un « manque » — par ex. d'une température suffisante dans un thermostat, peut aussi agir comme cause. Mais « l'idéal », température à atteindre, est inscrit matériellement dans l'appareil, par un usager qui, lui, a une aspiration au confort qui ne peut être, sous peine de régression *ad infinitum* inscrite matériellement dans son organisme.

K. LORENZ. — Ich möchte eine Geschichte erzählen : nehmen Sie an, ich hätte soeben von einem Feind eine fürchterliche Ohrfeige erhalten. Sie können objektiv an mir beobachten, dass ich blass werde, erstarre, meine Muskeln erschlaffen, mein Unterkiefer sinkt herab. Im nächsten Augenblick straffen sich meine Muskeln, ich werde puterrot, die Augen quellen mir aus dem Kopf und ich schlage auf meinen Gegner los.

Nun fordern wir Dr. Lehrmann auf, diesen Vorgang zu erklären. Er sagt, dass ein starkes Ansprechen der Schmerzsinnesorgane und die Erschütterung meines Kopfes eine Schockwirkung haben, die sich in einer Lähmung der höheren Zentren und einer Vagusreizung äussern, was dazu führt, dass ich nicht nur « wie gelähmt », sondern für den Augenblick tatsächlich in Bezug auf meine Willkürmotorik lahm dastehe, mein Muskeltonus absinkt und der grösste Teil meines Blutes sich in den Bauchgefässen sammelt. Gleich darauf findet ein Umschwung statt, der Vagustonus sinkt, der Sympathicotonus steigt unter Adrenalinausschüttung, die Muskeln straffen sich, die motorischen Zentren einschliesslich die der hypothalamischen Region werden erregt und Kampfbewegungen brechen hervor. Als *Subjekt* aber sage ich : Eine plötzliche starke Schmerzempfindung verursachte mir Schrecken, ich verlor die Herrschaft über mich selbst, mein Selbstgefühl sank tief. Dann aber ermannte ich mich und zum Zwecke der Wiedergewinnung meiner Selbstachtung wollte ich den Schlag zurückgeben, wobei ich die sprichwörtliche Süsse der Rache empfand.

Welche von diesen beiden Darstellungen des selben Sachverhaltes ist richtig? Wenn wir von technischen Unzulänglichkeiten und Simplismen absehen, sind es zweifellos beide, sowohl die objektiv physiologische als die subjectiv psychologische Aufzählung der Ereignisse beschreibt unleugbar Realitäten, jede in ihrer Sprache.

Was man nun aber nicht darf, ist, diese beiden Sprachen zu mischen. In der Sprache der Physiologie gibt es nur die « Causalité poussée », ein ausgezeichneter Ausdruck, der sich schwer in andere Sprachen übersetzen lässt.

R. RUYER. — Si c'est péché par excellence que de mêler la description psychologique à la description objective, je le commets sciemment, et je crois que personne ne peut éviter de le commettre en décrivant l'instinct. Il ne semble pas que la métaphore de la « double face » soit valable, selon laquelle, par exemple, la description psychologique de la colère, doublerait, comme l'envers l'endroit, la description physiologique. L'intention psychologique « encadre » plutôt le déroulement des mécanismes physiologiques effecteurs. Nous sommes conscients de l'injure, conscients de la perte de valeur, conscients de notre volonté de riposte, mais nous ne sommes pas plus conscients des mécanismes physiologistes intercalaires qu'un automobiliste n'est conscient du fonctionnement du moteur. Il a le sens de l'urgence d'un déplacement, il veut — consciemment — aller vite. Il presse l'accélérateur. Après quoi, il est heureux d'arriver. De même que les mécanismes techniques sont complémentaires de la conscience qui les encadre, et non « parallèles » à cette conscience, les mécanismes physiologiques sont complémentaires et encadrés, non « parallèles » à un déroulement psychologique.

Les conceptions purement « causalistes » prétendent que ces mécanismes sont le test des phénomènes et qu'ils n'ont nul besoin d'être encadrés. Les vieilles conceptions de la psychologie romantique, par exemple celles de Carus, prétendent que la conscience peut être directement et magiquement efficace, sans effecteurs encadrés.

Ces deux extrémismes sont faux. La conscience, l'idée dynamique encadre efficacement les relais qu'elle utilise. Parfois aussi, elle intervient dans certains enchaînements. Dans le rapport qu'il nous exposera demain, M. le Professeur Richter analyse le double circuit, interne et externe, de la régulation du sel chez le Rat. Or dans le circuit externe, choix des aliments selon leur teneur en sel, la sensation du goût intervient comme un indispensable chaînon.

Certes, on peut répondre que cette intervention du goût doit avoir une contrepartie purement physiologique et qu'elle est, par elle-même, inutile. On peut dire, de même, que l'intention consciente de l'automobiliste n'est qu'un déroulement des fonctionnements cérébraux, du même ordre que les fonctionnements du moteur du véhicule. Mais pourquoi, alors, y a-t-il conscience dans certains chaînons et non pas dans tous? Il est plus naturel de supposer que la conscience est liaison efficace et non pas vaine doublure.

Mrs. SPURWAY-HALDANE. — Until this afternoon, if I have not followed every argument, I have at least understood why each subject was being discussed. This afternoon I have failed to do so. However the vigour of the discussion reveals that I am alone in this attitude. If a tablet of testosterone had been implanted under my skin a week ago, would I have been more sympathetic to this behaviour by my male colleagues?

P.-P. GRASSÉ. — Le finalisme n'a pas que des inconvénients. Il se révèle dans une foule de cas comme un puissant levain de la découverte. Si le biologiste décrétait, au nom d'une opposition totale au finalisme, que rien ne sert à rien, le physiologiste pourrait fermer son laboratoire. C'est en attribuant aux organes une utilité, pour tout dire une fin, que le biologiste a fait ses plus belles conquêtes. Dire qu'une ontogenèse se déroule pour aboutir à une forme déterminée, c'est tout simplement constater un fait. La structure de l'œuf, dans un milieu donné, ne peut que réaliser cette forme déterminée. Est-ce être finaliste que de parler ainsi, est-ce être finaliste que d'attribuer une fonction aux organes? Je ne le pense pas. Les philosophes et biologistes néodarwiniens finalisent probablement la nature puisque, selon eux, la sélection naturelle n'agit qu'en fonction de l'utilité, qu'en fonction du mieux-être. En vérité, le finalisme tend ses pièges sous tous nos pas et le plus souvent nous ne nous doutons point du tout qu'ils nous menacent.

R. RUYER. — Je suis heureux de voir que M. Grassé vient à mon aide, en soulignant le finalisme de fait de beaucoup de biologistes. Le finalisme est en effet, un « postulat invisible » et il y a, de toute manière, avantage à en être pleinement conscient. L'élimination stricte du finalisme interdirait en réalité aux biologistes d'employer un langage intelligible puisque le langage qu'ils

emploient est conceptuel, ou « thématique ». Parler de vaisseaux, de valvules, de sécrétions, de conductions etc... c'est admettre l'unité signifiante de ces formes ou de ces phénomènes. Un biologiste anti-finaliste ne devrait parler que d'atomes ou d'électrons.

J. HALDANE. — M. Ruyer a eu raison en reconnaissant le thématisme de l'instinct. Mais pour moi, le thématisme est un terme, pas de logique, mais d'esthétique. S'il avait dit :

Laudis thema specialis
Panis vivus et vitalis
Hodie proponitur

« comme thème de louange spécial, le mouvement vivant et vital nous est proposé aujourd'hui », je lui aurais donné raison. Nous avons tous une appréciation esthétique du comportement instinctif. A quoi cela sert-il? Entre autres choses, à prédire le comportement animal, y compris le comportement humain.

Si M. Grassé m'avait confié la tâche, j'aurais peut-être osé discuter l'instinct du point de vue esthétique. J'aurais parlé des hommes qui partagent les préférences des Abeilles qui sont assez « respectables » dans notre culture actuelle, et de ceux qui peut-être sans se l'avouer, partagent plus les préférences de *Calliphora.* « Ceux dont le rêve obscur salit tout ce qu'il touche. »

Je reproche un peu à M. Ruyer d'avoir parlé des questions d'esthétique dans la langue de la métaphysique. Il a parlé des « barrages psychiques » de ceux qui ne partagent pas son point de vue. Je pourrais répondre qu'il n'a pas tout à fait dépassé le sentiment enfantin d'omnipotence. Moi, depuis des années, j'ai une intuition plus calviniste ou spinoziste. J'ai le sentiment de mon âme que

Ihre vorgeschriebene Reise,
Vollendet sie mit Donnergang.

Ce n'est pas là une intuition d'impuissance. Je ne dis pas que c'est vrai.

M. Ruyer veut assimiler certains phénomènes de la vie aux événements atomiques imprévisibles. Pour moi, l'évolution dans son sens transformiste est un échappement de ce comportement chaotique au comportement réglé. Je ne lui reproche pas de parler de mœurs moléculaires. C'est une expression tout aussi permise que de parler du mécanisme d'un instinct.

On a nié l'existence d'un automate qui n'encadre pas une intention humaine. Les inventeurs de la bicyclette n'ont pas pensé à la fonction stabilisatrice de la roue. Au contraire, ce n'était qu'après des générations que l'on a trouvé une grandeur de roue qui n'est pas trop stable ou pas assez stable.

Pour l'origine des colorations nouvelles, je vous envoie à l'article de Mrs Spurway (*Ricerca scientifica*, 1948).

R. RUYER. — J'accorde très volontiers à M. Haldane, l'origine surtout esthétique de la notion de « thème ». Je ne crois pas cependant qu'elle soit exclusivement esthétique. Le mot est commode pour désigner « tout schéma formel signifiant ou expressif », dans n'importe quel ordre, utilitaire, esthétique, social, technique, etc...

Je ne crois pas que le comportement de l'atome soit chaotique. Une foule d'atomes peut être un chaos, mais un atome individuel est bien « organisé » et bien ordonné. La vie individuelle paraît être un îlot d'ordre menacé dans un univers chaotique, et pourtant cet univers n'est fait que de « lignes d'organisation ». Aucun vivant actuel n'est, par définition, jamais mort, puisqu'il dérive d'une cellule vivante, ou molécule-virus qui, elle-même, continue une autre cellule ou molécule. C'est la multitude des organismes qui donne au monde un aspect chaotique. Par un paradoxe tout apparent, la finalité ou le thématisme est partout, et cependant, elle semble n'émerger qu'à quelques moments ou endroits privilégiés.

O. KOEHLER. — Am Ende seines Buches sagt Hans Spemann, die Vorgänge der Ontogenie, deren Physiologie et lebenslang nachgeforscht habe, hätten mit nichts so viel Aehnlichkeit wie mit den Lebensvorgängen, die wir aus eigener Erfahrung am besten kennen, dem psychischen. Daraufhin zitiert man heute von geisteswissenschaftlicher Seite H. Spemann unausgesetzt als Vitalisten, der er zumindest in seiner durchweg objektivistisch dargestellten Forschung niemals war. Ich danke dem Philosophen Ruyer, dass er den Biologen, die auf diesem Kolloquium Entwicklungsgeschichte bzw. Genetik mit Praeformismus gleichsetzten, gesagt hat, dass es epigenetische Entwicklung gibt. Aber Ruyer hat das, was Spemann ein einziges Mal miteinander verglich, gleichgesetzt. Das ist jene μετάϐασις εἰς ἄλλο γένος die Immanuel Kant als unnütz leerlaufenden *Streit der Fakultäten* perhorresziert, für den Naturforscher schlechterdings unannehmbar. Wir können und müssen « Separatisten » in Tinbergens Sinne sein, die physiologische, die psychologische Seite, die kausale und die finale Sprache sauber auseinanderhalten. Jedes Lebensproblem hat viele Seiten und will von ebensovielen Seiten nach ebensovielen Methoden erforscht und in ebensovielen Sprachen besprochen werden. Dazu taugen Kolloquien wie dieses. Hier sollen wir beim Philosophen Philosophie lernen, er soll bei uns Physiologie, Ethologie, Entwicklungsphysiologie und Genetik u. s. w. lernen. Aber *jeder* soll an *seiner* Stelle *seine* Sprache sprechen, für die er zuständig ist. Wie weit wir uns verstehen, das hängt davon ab, wie weit jeder bereit ist, die Sprache des anderen zu lernen oder sich übersetzen zu lassen. Aber Sünde wider dasoberste Gesetz ist Sprachverwirrung, Metabasis *eis allo genos* und dieser Sünde zeihen wir den Redner. Erkennen des *Zieles*, des *Zweckes* stellt den Physiologen die Aufgabe, kausal zu erforschen, warum und durch welche Mechanismen jeder Artgenosse dieses Ziel auf ungefähr gleiche Weise erreicht. Denn wenn alle es erreichen, so liegt ein Gesetz vor, und Gesetze verwirklichen sich kausal. Täten sie es final, so wäre es « Zauberei » (Karl Ernst von *Baer*). Der Physiologe ist nicht blind gegen Zwecke, sondern er sucht sie auf und lässt sich von ihnen beraten, weitere Kausalforschung zu treiben.

R. RUYER. — Les mots « épigenèse » et préformation sont pris dans des sens parfois assez peu précis. Je crois le comportement, comme le développement, épigénétiques, en ce sens qu'ils ne sont pas, ou pas exclusivement, fonctionnement d'une structure donnée dans l'espace. Les gènes ne « contiennent » sûrement pas toutes les structures organiques comme ces fleurs japonaises en papier qui se déplient dans l'eau. Les structures dépendent d'ailleurs d'un « comportement formatif ». C'est parce que les tissus embryonnaires se plissent, s'invaginent etc... c'est parce que des cellules fabriquent des concrétions calcaires que la structure de l'organisme ou de la coquille apparaît dans l'espace. Ce « comportement formatif », il serait bien artificiel de le considérer à son tour comme déroulement, dans le temps, d'une sorte de disque phonographique spatial. Il doit être plutôt considéré comme une mélodie, non pas entièrement improvisée, mais mnémique.

L'idée d'une *reproduction* organique est théoriquement incompatible avec l'idée d'une épigenèse. L'invention seule est épigénétique au sens strict. C'est pourquoi la reproduction des organismes ne peut se concevoir que dans les hypothèses d'une mémoire ou d'un potentiel organique trans-spatial. Le développement est épigénétique *dans l'espace.*

Si le comportement organique explique la morphologie, et non pas l'inverse, cela ne signifie pas, bien entendu, que les structures déjà actualisées, ne contribuent pas aux comportements qui continuent à « émerger ». Un organisme adulte, par suite, ne fait plus guère que « fonctionner ». La main de l'adulte « fonctionne », tandis que la main embryonnaire « se développe » épigénétiquement. Mais il est toujours une certaine possibilité de développement dans le « fonctionnement » du système nerveux même de l'adulte, sans quoi la pensée créatrice et l'invention seraient évidemment impossible.

Il faut éviter de mêler les ordres, par inadvertance. Mais il est très souvent productif, pour la pensée scientifique, d'essayer de « contaminer » systématiquement des domaines différents. Ainsi, l'évolution des instincts, dans les espèces vivantes, est tout à fait analogue à l'évolution des organes. Les espèces créent rarement « de novo », elles utilisent autrement un instinct donné, par exemple, une menace pour une parade, comme elles utilisent une patte pour en faire une nageoire.

XXIV

CONCLUSIONS

par

HENRI PIÉRON
(Paris)

C'est une tâche bien difficile que de dégager d'un ensemble d'exposés aussi riches que variés et de discussions aussi animées que nombreuses, quelques données synthétiques en guise de conclusion provisoire, c'est-à-dire au titre d'introduction à des nouveaux travaux de recherches. Sous cet unique terme d'instinct que l'on propose souvent de supprimer, mais qui a la vie dure, c'est un immense domaine que nous avons survolé, celui de tous les êtres vivants, depuis protozoaires ou daphnies jusqu'à l'homme, avec des prises de vue sous des angles bien différents, depuis ceux de l'endocrinologie et même de la chimie, de la neurophysiologie ou de la psychophysiologie jusqu'à ceux de la psychanalyse et de la philosophie générale, en passant par l'éthologie et la psychologie objective des animaux.

Permettez-moi de faire ressortir tout d'abord trois règles générales que je crois essentielles et sur lesquelles l'accord sera, je crois, unanime, même si elles ne sont pas toujours observées :

La première est de ne pas mêler sur le terrain de la science les faits contrôlables ainsi que les hypothèses susceptibles d'être soumises à un contrôle expérimental, avec les théories philosophiques invérifiables, ou les conceptions *a priori* relevant en général d'une logique affective, maîtresse d'erreurs.

La seconde est d'éviter les discussions purement verbales tenant à l'emploi des mêmes mots avec des significations différentes que l'on n'a pas pris la peine de préciser, mots empruntés au langage vulgaire pour lesquels ils ont une polyvalence dont le terme même d'instinct fournit le plus bel exemple. Employé dans ce colloque, il a simplement représenté le titre d'un chapitre de biologie relatif à un ensemble de comportements dits « instinctifs » dont la délimitation doit être établie, pour justifier l'emploi de cet adjectif que M. Haldane admet effectivement comme valable. Parmi les confusions verbales, il y a celles qui tiennent à un mélange possible de significations subjectives et objectives, comme dans le cas relevé par M. Haldane, du Trieb ou tendance, et qui exigent

dès lors des significations précises, si l'on ne veut pas abuser de néologismes risquant de rebuter.

La troisième règle est de se garder d'étendre en une théorie générale, de caractère universel, les conclusions tirées de l'étude d'un seul ou même de quelques cas particuliers concordants. Nous avons eu de nombreux exemples de variabilités individuelles et surtout spécifiques, que l'on rencontre dans la série animale, par exemple en ce qui concerne les actions de telles ou telles hormones. Il faut beaucoup de prudence dans les généralisations en matière biologique. Cette prudence est particulièrement nécessaire quand il s'agit de faire leur part aux transmissions héréditaires et aux expériences individuelles dans le déterminisme des comportements, cette difficile question qui a évidemment dominé notre colloque et suscité les plus vives oppositions.

A cet égard, M. Lorenz qui a su si bien se faire suivre par ses petits canards n'a pas réussi à se faire suivre aussi facilement par certains de ses collègues, se heurtant en particulier à la douce obstination de M. Schneirla, bien décidé à rester sur ses positions.

L'accord n'a pu toujours se faire, mais il ne faut pas regretter des oppositions qui sont un des plus actifs ferments de recherche, et qui se justifient par l'extrême complexité des déterminismes biologiques. Mais on voit se démêler déjà des écheveaux singulièrement embrouillés. Et je crois pouvoir dire que chacun de nous, dans les questions qui ne relèvent pas de sa compétence directe, aura beaucoup appris : tout savant est d'abord un écolier. C'est bien une assemblée d'écoliers qui a suivi avec une attention passionnée la magnifique leçon du Professeur von Frisch, qui a su résumer en peu de mots la riche moisson de faits qu'il a réussi à recueillir dans son étude du comportement des Abeilles au cours de quarante années de recherches. Très modestement, il s'est défendu de pouvoir faire avec précision la part de l'inné et de l'acquis dans les merveilleuses capacités des ouvrières de ses ruches. Il a établi pourtant de façon décisive que l'Abeille, individuellement, se montrait capable d'apprendre, ce qui lui permet de retrouver sa demeure, même lorsqu'elle a été déplacée, grâce aux repères qu'elle a identifiés, mais que, sans aucun contact avec des compagnes plus âgées, élevée dans l'isolement, elle savait utiliser ces modalités du repérage solaire dans l'espace, que les hommes ont découvertes et se sont transmises afin de pouvoir naviguer, et qu'elle savait même utiliser la lumière polarisée du ciel, ce qui incite aujourd'hui les hommes à s'en servir à leur tour, grâce aux houppes de Haidinger, pour se repérer dans les régions polaires quand le soleil reste en dessous de l'horizon et que l'aiguille de la boussole se trouve affolée. Et le langage même des danses tournantes et frétillantes, si bien illustré par de beaux films et qui se montre susceptible de communiquer des données si précises, n'a pas besoin d'être appris. Que n'avons-nous, dans tous les cas de comportements spontanés, des indications aussi sûres !

D'utiles données sur divers Hyménoptères ont été apportées avec les rapports de M. Deleurance sur les Guêpes, des Polistes, à capacités plus modestes que les Abeilles, mais dont les comportements bâtisseurs ont été soumis à une analyse quantitative rigoureuse ; sur des Fourmis par M. Schneirla, dont les belles études sur les *Eciton* ont élucidé les expéditions de ces Fourmis guerrières, et par M. Autuori dont les fructueuses recherches ont porté sur les *Atta* champignonnistes que nous avons vu courir, portant leurs feuilles comme des drapeaux, dans la forêt brésilienne, pour assurer la croissance des mycéliums, ce trésor de leurs colonies à la fondation desquelles nous avons pu assister au moment où sont pondus des œufs alimentaires dont pour la première fois, on a ainsi appris l'existence. Que de faits étonnants offrent aussi les Termites comme nous l'a laissé entrevoir M. Grassé par des exemples empruntés à un impressionnant ensemble, sur ces curieux Insectes primitifs longtemps si mal connus, de recherches de bio-sociologie animale, dans lesquelles se dégage l'importance de véritables contraintes sociales, se manifeste un véritable modelage des organismes par des effets de groupe, tels qu'on en a observé aussi dans cette transformation d'un Criquet solitaire en grégaire grâce à des stimuli sensoriels par l'intermédiaire de productions hormonales relevant des corpora allata et qui à elles seules pourront artificiellement engendrer le grégarisme.

Toutefois, l'étude des Vertébrés sur lesquels s'est penché avec tant de compréhension sympathique et de talent M. Lorenz, et qui répond mieux au souci des problèmes humains, dont les perspectives ne laissent pas de s'imposer toujours, a occupé dans notre colloque la place dominante : les Poissons qui offrent d'incontestables facilités à l'observation, du moins pour certaines espèces, les Oiseaux, les Mammifères, l'Homme lui-même enfin. Les régulations de leurs comportements avec MM. Morris, Lehrman, Fontaine, Hediger, Richter, régulations à directives sexuelles surtout, mais aussi maternelles, territoriales, migratoires, alimentaires, ont été non seulement décrites et parfois représentées comme dans le film de M. Hartmann, mais analysées, en particulier dans les très beaux rapports synthétiques de MM. Benoit et Klein, apportant une documentation impressionnante.

On a pu s'élever au-dessus des faits et pénétrer dans un domaine purement spéculatif avec l'essai du regretté Gesell, développant une ingénieuse hypothèse, avec le remarquable rapport de M. Benassy, analysant de façon pénétrante les conceptions assez fluctuantes de Freud et cherchant à assurer à la psychanalyse son fondement biologique, enfin avec les vues très larges de M. Ruyer, dont la systématisation cohérente, fondée sur une solide documentation, a suscité, comme il fallait s'y attendre, de vives controverses.

Établir un véritable bilan de ces exposés et des discussions qui les ont suivis n'est évidemment pas possible, et je ne puis guère pour finir, que me livrer, sur certains points, à quelques brèves réflexions dont le caractère est évidemment personnel, et qu'a suscitées l'ensemble du colloque.

1° Tout d'abord, et en complétant les distinctions faites par M. Viaud dans son importante analyse des tropismes, MM. Lorenz et Ruyer, je pense qu'il y a lieu de dégager un classement des divers modes de stimulation :

a) Stimulations en apparence inefficaces, ne suscitant pas de réactions observables, mais révélables par conditionnement, et provoquant nettement

des réactions d'excitation, à la différence des stimuli réellement inefficaces, tels que les champs magnétiques.

b) Les agents réflexogènes, suscitant des réactions parcellaires.

c) Les agents tropistiques, au sens lœbien, suscitant directement un comportement orienté comme dans le cas — peut-être unique — du galvanotropisme.

d) Les agents kinétogènes (thermiques, olfactifs etc...).

e) Les agents « pathiques » au sens de Viaud, suscitant des réactions d'évitement, de défense immédiate, agents nociceptifs.

f) Les agents déclencheurs de mécanismes d'activité prêts à entrer en action comme dans les comportements instinctifs analysés par M. Lorentz avec tant de sagacité.

g) Les « stimuli-signes » suscitant des réactions perceptives utilisées dans les comportements.

h) Les stimuli synthétiques, appelés signaux par M. Ruyer, dont la signification doit être comprise, avec des formes de passage reliant le signe au symbole, comme dans le langage des Abeilles.

2° Contrairement à des modes de pensée trop simplistes, il a bien été établi qu'il n'était pas possible d'opposer entièrement des comportements instinctifs héréditaires à des comportements d'acquisition individuelle en raison d'une étroite intrication des facteurs dans le déterminisme de tous les comportements qui évoluent à un moment donné dans un milieu donné. Pour tous, comme M. Kœhler l'a rappelé à la base de ses études des acquisitions préverbales, il y a bien des éléments comprenant, entre autres, les types d'information sensorielle, qui sont liés à une structure héritée, commandée par des gènes, mais avec un rôle du développement prénatal, et de la maturation ultérieure ; pour tous, il y a une influence des conditions actuelles du milieu, comprenant éventuellement les conditions sociales ; pour tous, il y a une certaine intervention des expériences antérieures, au cours de l'histoire passée de l'organisme ; pour tous, il y a un rôle des états physiologiques déjà invoqués par Lœb dans les tropismes et sur lesquels a insisté M. Lehrman, avec stimulations internes, en particulier hormonales, et dont le déterminisme peut être lui-même fort complexe et dépendre des actions du milieu bio-social, d'après M. Klein. Démêler l'importance relative, extraordinairement variable, de ces facteurs dans les comportements classés comme instinctifs, ainsi qu'ont tenté de le faire avec talent les rapporteurs du Colloque, est une tâche qu'ils nous ont bien montrée difficile, mais nécessaire. En examinant les données générales de l'évolution du comportement, j'ai tenté de dégager deux grandes branches où dominent, dans l'une, les capacités héréditairement transmises, dans l'autre, les plasticités adaptatives individuellement acquises.

3° Si les comportements se montrent doués d'une adaptation souvent remarquable et paraissent suivre des directives générales, il apparaît bien dangereux de vouloir les considérer comme régis obligatoirement par un but que l'on devrait à toute force s'attacher à découvrir, et je me contenterai à cet égard, de rapporter la superfœtation, mise en évidence par MM. Klein et Hediger.

4° Si l'état actuel de la neurophysiologie des centres ne permet pas encore de préciser la nature exacte des patterns dont dépendent les comportements, l'existence de ces patterns ne peut faire de doute, pas plus que la détermination génique de certains d'entre eux ; les expériences de neuro-chirurgiens comme Penfield sur les effets des stimulations du cerveau chez l'Homme éveillé, le déclenchement chez le Rat de comportements adaptés à des satisfactions de besoins (faim, soif, sommeil) par excitation électrique de points déterminés de l'hypothalamus, ont apporté à cet égard des démonstrations décisives. Mais le développement des patterns nerveux conditionnés par transmission génique ne peut toujours s'effectuer sans qu'interviennent, pour en assurer la maturation complète, certaines excitations venant du milieu extérieur.

J'ai rappelé à cet égard, que des chimpanzés élevés deux années à l'obscurité, se comportent ensuite comme des aveugles, d'après les expériences récentes de Riesen. Mais, dès 1900, Hans Berger, en examinant l'état histologique des centres cérébraux de projection visuelle de jeunes chiens dont il avait cousu les paupières à la naissance, avait constaté que le développement du cortex à ce niveau s'était arrêté à un stade embryonnaire, et que les cellules ganglionnaires étaient restées entièrement privées de dendrites.

5° Enfin, ce qui ressort avec évidence, c'est que, en dépit du progrès considérable de nos connaissances, leur insuffisance actuelle est peut-être plus considérable encore, comme, au cours de réflexions aussi pertinentes qu'humoristiques, le savant universel qu'est M. Haldane a eu souvent l'occasion de le faire remarquer : avant même d'aborder les mécanismes chimiques des comportements, on attend encore que les généticiens étudient les transmissions de certaines activités instinctives et découvrent les gènes vecteurs. Déjà tout au moins sont entreprises des recherches de microphysiologie des centres nerveux où se trouvent inscrits des patterns instinctifs des Insectes sociaux, en commençant par les Abeilles, comme a pu nous l'assurer M. von Frisch. L'intervention des méthodes statistiques appliquées à des données quantitatives précises, comme dans le travail de M. Deleurance, ne manquera pas d'être un important facteur de progrès.

La science n'est certes pas faite, mais elle progresse de plus en plus vite, et il y a, pour les jeunes biologistes, la promesse d'un magnifique avenir que leurs aînés ne peuvent plus qu'entrevoir. Je suis sûr en tout cas, que le Colloque qui vient de s'achever, si riche d'idées et d'images, jouera un rôle dans la détermination de cet avenir, et notre reconnaissance doit aller à son organisateur le professeur Grassé et à tous ses collaborateurs.